

**Elektronisches Analogmodell
der Verarbeitung akustischer
Information in Organismen**

EDUARD DAVID

1973 ~~154~~ 6

Aus dem I. Physiologischen Institut der Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen-Nürnberg, Direktor: Professor Dr. W. D. Keidel

Elektronisches Analogmodell der Verarbeitung akustischer Information in Organismen

Der Hohen Medizinischen Fakultät der
Friedrich-Alexander-Universität
Erlangen-Nürnberg vorgelegt als

HABILITATIONSSCHRIFT

von

EDUARD DAVID

Elektronisches Analogmodell
der Verarbeitung akustischer
Information in Organismen



Tag der Habilitation: 19. Dezember 1972

1. Inhaltlicher Überblick	1
2. Zusammenfassung der Ergebnisse	2
3. Zusammenfassung der Ergebnisse	3
4. Zusammenfassung der Ergebnisse	4
5. Zusammenfassung der Ergebnisse	5
6. Zusammenfassung der Ergebnisse	6
7. Zusammenfassung der Ergebnisse	7
8. Zusammenfassung der Ergebnisse	8
9. Zusammenfassung der Ergebnisse	9
10. Zusammenfassung der Ergebnisse	10
11. Zusammenfassung der Ergebnisse	11
12. Zusammenfassung der Ergebnisse	12
13. Zusammenfassung der Ergebnisse	13
14. Zusammenfassung der Ergebnisse	14
15. Zusammenfassung der Ergebnisse	15
16. Zusammenfassung der Ergebnisse	16
17. Zusammenfassung der Ergebnisse	17
18. Zusammenfassung der Ergebnisse	18
19. Zusammenfassung der Ergebnisse	19
20. Zusammenfassung der Ergebnisse	20
21. Zusammenfassung der Ergebnisse	21
22. Zusammenfassung der Ergebnisse	22
23. Zusammenfassung der Ergebnisse	23
24. Zusammenfassung der Ergebnisse	24
25. Zusammenfassung der Ergebnisse	25
26. Zusammenfassung der Ergebnisse	26
27. Zusammenfassung der Ergebnisse	27
28. Zusammenfassung der Ergebnisse	28
29. Zusammenfassung der Ergebnisse	29
30. Zusammenfassung der Ergebnisse	30
31. Zusammenfassung der Ergebnisse	31
32. Zusammenfassung der Ergebnisse	32
33. Zusammenfassung der Ergebnisse	33
34. Zusammenfassung der Ergebnisse	34
35. Zusammenfassung der Ergebnisse	35
36. Zusammenfassung der Ergebnisse	36
37. Zusammenfassung der Ergebnisse	37
38. Zusammenfassung der Ergebnisse	38
39. Zusammenfassung der Ergebnisse	39
40. Zusammenfassung der Ergebnisse	40
41. Zusammenfassung der Ergebnisse	41
42. Zusammenfassung der Ergebnisse	42
43. Zusammenfassung der Ergebnisse	43
44. Zusammenfassung der Ergebnisse	44
45. Zusammenfassung der Ergebnisse	45
46. Zusammenfassung der Ergebnisse	46
47. Zusammenfassung der Ergebnisse	47
48. Zusammenfassung der Ergebnisse	48
49. Zusammenfassung der Ergebnisse	49
50. Zusammenfassung der Ergebnisse	50
51. Zusammenfassung der Ergebnisse	51
52. Zusammenfassung der Ergebnisse	52
53. Zusammenfassung der Ergebnisse	53
54. Zusammenfassung der Ergebnisse	54
55. Zusammenfassung der Ergebnisse	55
56. Zusammenfassung der Ergebnisse	56
57. Zusammenfassung der Ergebnisse	57
58. Zusammenfassung der Ergebnisse	58
59. Zusammenfassung der Ergebnisse	59
60. Zusammenfassung der Ergebnisse	60
61. Zusammenfassung der Ergebnisse	61
62. Zusammenfassung der Ergebnisse	62
63. Zusammenfassung der Ergebnisse	63
64. Zusammenfassung der Ergebnisse	64
65. Zusammenfassung der Ergebnisse	65
66. Zusammenfassung der Ergebnisse	66
67. Zusammenfassung der Ergebnisse	67
68. Zusammenfassung der Ergebnisse	68
69. Zusammenfassung der Ergebnisse	69
70. Zusammenfassung der Ergebnisse	70
71. Zusammenfassung der Ergebnisse	71
72. Zusammenfassung der Ergebnisse	72
73. Zusammenfassung der Ergebnisse	73
74. Zusammenfassung der Ergebnisse	74
75. Zusammenfassung der Ergebnisse	75
76. Zusammenfassung der Ergebnisse	76
77. Zusammenfassung der Ergebnisse	77
78. Zusammenfassung der Ergebnisse	78
79. Zusammenfassung der Ergebnisse	79
80. Zusammenfassung der Ergebnisse	80
81. Zusammenfassung der Ergebnisse	81
82. Zusammenfassung der Ergebnisse	82
83. Zusammenfassung der Ergebnisse	83
84. Zusammenfassung der Ergebnisse	84
85. Zusammenfassung der Ergebnisse	85
86. Zusammenfassung der Ergebnisse	86
87. Zusammenfassung der Ergebnisse	87
88. Zusammenfassung der Ergebnisse	88
89. Zusammenfassung der Ergebnisse	89
90. Zusammenfassung der Ergebnisse	90
91. Zusammenfassung der Ergebnisse	91
92. Zusammenfassung der Ergebnisse	92
93. Zusammenfassung der Ergebnisse	93
94. Zusammenfassung der Ergebnisse	94
95. Zusammenfassung der Ergebnisse	95
96. Zusammenfassung der Ergebnisse	96
97. Zusammenfassung der Ergebnisse	97
98. Zusammenfassung der Ergebnisse	98
99. Zusammenfassung der Ergebnisse	99
100. Zusammenfassung der Ergebnisse	100

Meinem hochverehrten Lehrer

Herrn Prof. Dr. Wolf-Dieter Keidel

WILSON UNIVERSITY LIBRARY

WILSON UNIVERSITY LIBRARY



Wilson University Library, December 1911

Inhaltsverzeichnis	Seite
1. Historischer Überblick	3
2. Physiologische Grundlagen	5
2.1 Adäquater Reiz	5
2.21 Schalleitung und Reizverteilung	6
2.22 Transformation mechan. Bewegung in nervöse Erregung	11
2.3 Subjektive Empfindung	12
2.31 Lautstärke und Lautheit	13
2.32 Tonhöhe	13
2.33 Räumliches Hören	14
2.34 Höherwertige Wahrnehmungsqualitäten	15
3. Über das Wesen der Modellierung	16
3.1 Allgemeine Eigenschaften von Modellen	16
3.11 Formmodelle	16
3.12 Funktionsmodelle	16
3.121 Rechenmodelle	17
3.122 Analogmodelle	17
3.13 Gekoppelte Form- und Funktionsmodelle	18
3.2 Sinn und Zweck von Modelldarstellungen	18
3.3 Zielsetzung akustischer Modellierung	19
3.4 Spezielle Anforderungen an das Modell	20
3.41 Empfindlichkeit für natürliche Töne	20
3.42 Elektronische Bauelemente	20
3.43 Abfragemodus	20
3.44 Anschirrungsimmitation	21
3.45 Immitation physiologischer Eigenschaften	21
3.46 Immitation des gesamten akustischen Systems	21
4. Methodik	22
4.1 Übersichtsdarstellung	22
4.2 Einzeldarstellung der Elemente	23
4.21 Mikrophoneingang	23
4.22 Verstärker	23
4.23 Basilarmembran	24
4.24 Rezeptor	28
4.241 Gleichrichtung	28
4.242 Integration	28
4.243 Pulsfrequenzmodulation	29
4.244 Neuron	30
4.3 Abfragesystem	31
4.31 Sample and Hold Element	32
4.32 Schieberegister	32
4.33 Taktgeber	33
4.34 Oszillographische Darstellung	34
4.35 Rechenmaschinelle Darstellung	35
4.4 Verschaltungsmechanismen	35
4.41 Laterale Verschaltung	35
4.42 Vorwärts- und Rückwärtsverschaltung	36
4.43 Koppelung mit Verzögerung	36

5.	Ergebnisse	37
5.1	Reizgebung	37
5.2	Schwingungsform der Basilarmembran	38
5.21	Schwingungsform bei einfachem Beschallungsmuster	38
5.211	Verhalten der Einzelelemente	38
5.212	Verhalten der Membran als Ganzes in Ortsdarstellung	40
5.213	Membranverhalten in Orts-Zeitdarstellung	40
5.22	Membranverhalten bei Beschallung mit komplexen Tönen	42
5.23	Membranverhalten bei Beschallung mit Sprachlauten	45
5.3	Rezeptorfunktion	47
5.31	Rezeptorpotential	47
5.32	Generation von Nervenaktionspotentialen (NAP)	48
5.4	Aktivität nachgeschalteter Ganglienzellen	50
5.5	Einfluß von Verschaltungsmechanismen	51
5.51	Laterale Hemmung	51
5.52	Laterale Verschaltung mit Verzögerung	51
5.53	Vorwärts- und Rückwärtsverschaltung	52
6.	Diskussion der Ergebnisse	52
6.1	Basilarmembran	52
6.11	Dämpfung relat. Auslenkbarkeit u. Energieübertragung	52
6.12	Wellengeschwindigkeit	53
6.13	Tonotope Frequenzbildung	54
6.14	Periodentonhöhe und Residue-Phänomen	55
6.15	Wahrnehmung von Doppeltönen	55
6.16	Sprachwahrnehmung	56
6.17	Zeit-Ortsmusterdiskriminierung	57
6.2	Rezeptor	58
6.21	Entstehung des Rezeptorpotentials	58
6.22	Phasenbeziehung zum Reiz: Volley-Theorie	59
6.23	Mikrophon- und Summenpotentiale	59
6.24	Adaptation, Habituation, Gewöhnung, Ermüdung	59
6.25	NAP-Generation	60
6.26	log. Reiz-Erregungsbeziehung	60
6.3	Funktion des Neurons	60
6.31	EPSP	60
6.32	IPSP	60
6.33	Untersetzerverhalten	61
6.4	Problematik der nervösen Verschaltung	61
6.41	Kontraststeigerung	61
6.42	Erhöhung der Übertragungskapazität	61
6.43	Übertragungssicherheit	62
6.44	Stabilität des Systems	62
6.45	Beziehung zum gesamten ZNS	62
	Zusammenfassung	63
	Legenden der Schaltbilder	63
	Schaltbilder	64
	Literaturverzeichnis	78

Unter den Fernsinnen Gehör, Gesicht und Geruch nimmt das menschliche Ohr eine ganz besondere Stellung ein. Während das Auge überwiegend der Orientierung im Raume dient und die Nase den Organismus vor Noxen warnt, übernimmt das Ohr über die Sprachwahrnehmung die Kommunikation mit unseren Mitmenschen. Erblinden bedeutet den weitgehenden Verlust der Fähigkeit, sich im Raume zurecht zu finden und macht den daran Leidenden von der Hilfe anderer abhängig. Ertauben dagegen behindert den Kontakt mit dem Mitmenschen in ganz erheblichem Maße, so daß der Betroffene leicht in tiefe Einsamkeit verfällt. Nicht ohne Grund gilt deshalb das Ohr als das menschlichste der Sinnesorgane und wird als der höchste Sinn des Menschen bezeichnet.

1. Historischer Überblick

Seit Menschengedenken hat das Ohr die Aufmerksamkeit vieler Gelehrter auf sich gezogen. Schon Pythagoras, der griechische Philosoph und Mathematiker von Samos (580-500 v.Chr.), erkannte, daß Schall auf Schwingungen beruhe, und Hippokrates (460-377 v.Chr.) wußte, daß diese Schallschwingungen in den Schädel eindringen müßten, damit eine Tonempfindung ausgelöst würde. Auch die Tatsache, daß jede Sinnesempfindung über Nervenfasern weitergeleitet würde, war den alten Ärzten aus den Lehren Galens in Pergamon (175 n.Chr.) bekannt. Trotzdem war eine wesentliche Erweiterung der Erkenntnisse über die Funktionsmechanismen des Ohres auf Grund des damaligen Zeitgeistes nicht möglich und noch 1573 lehrte Coiter, Beutel im Felsenbein mit eingepflanzter Luft würden die Transformation der Schallschwingungen in Tonempfindung übernehmen. Obwohl Vesalius 1543 schon die Gehörknöchelchen kannte und Eustachio 1564 die nach ihm benannte Röhre beschrieb, begann erst im 19. Jahrhundert der Aufschwung der Audiologie. Erst 1837 wurde der Aufbau der Cochlea von Lincke richtig dargestellt und 1851 die haarförmigen Sinneszellen auf der Basilarmembran der Innenohrschnecke von Corti entdeckt. Damit war der Weg für die Entwicklung einer brauchbaren Erklärung der Frequenzdiskriminationsfähigkeit der Wirbeltierohren frei. 1863 schuf Helmholtz

die nach ihm benannte Resonanztheorie des Hörens. Danach bestehe die Basilmembran aus etwa 20.000 Hörsaiten, die in ihrer Eigenfrequenz so abgestimmt seien, daß jeder ankommende Ton entsprechend seiner Tonhöhe nur eine bestimmte Saite durch Resonanz zu maximalen Schwingungen anrege, vergleichbar mit dem Nachhall, der beim Hineinsingen in ein offenstehendes, entdämpftes Klavier entsteht. Trotz vieler berechtigter Einwände, von denen hier nur der 1905 von Wien und 1908 von Fischer geäußerte Hinweis auf das fehlende Klaffen der aufgeschnittenen Basilmembran genannt seien, hat doch diese Eiertstheorie der Frequenzabbildung bis heute ihre Gültigkeit behalten. Die Mehrzahl der übrigen Hypothesen wie die Telephontheorie Rutherford's 1886 oder die Klangbildertheorie Ewald's 1899 und 1903 haben keine Bedeutung erlangt.

Es wäre müßig, nun das Heer der Wissenschaftler zu nennen, die sich, wie Gray 1900, Waetzmann 1922 oder Fletcher 1923 und 1930, mit der Theorie des Hörens beschäftigt haben, bis schließlich der Nobelpreisträger v. Békésy, von der Nachrichtentechnik kommend, 1928 und 1929 a und 1929 b, sowie Ranke, aus der Kreislaufphysiologie stammend und deshalb mit der Physik der Schlauchwellen aufs Beste vertraut, 1931 Modellvorstellungen entwickelten, die den natürlichen Gegebenheiten am besten zu entsprechen schienen. Durch unzählige Experimente ist diese als Wanderwellentheorie allgemein bekannte Hypothese gestützt, demonstriert und ergänzt worden: Berendes 1934, Davis 1935, v. Békésy 1941, 1942, 1943, 1944 und 1949, Katsuki et al. 1953 und viele andere. Damit ist es möglich geworden, Funktionsmodelle zu bauen und so zusätzlich experimentelle Daten zu erhalten. Über mechanische Modelle dazu berichten v. Békésy 1942, Diestel 1954, Tonndorf 1957, Cremer 1958, Biber 1961 und Keidel 1958. Elektrische Modelle finden sich bei Peterson et al. 1950, Kietz 1959 und 1960, Hauser 1961, Völz 1961 und Oettinger et al. 1961. Modelle an Rechenautomaten werden u.a. von Flanagan 1962, Khama 1968, Keidel 1970 und Breuing 1971 angegeben, während Fletcher 1929, Ranke 1950, Zwislocki 1948 und 1950 und Rinsdorf 1972 mathematische Modellvorstellungen entwickelt haben. In jüngster Zeit tauchen in zunehmendem Maße elektronische Analogmodelle auf, Zwicker 1962, 1963, 1970, Mundie 1968, Weiss 1971 und Finkenzeller 1972, die mit beliebiger Genauigkeit

und normalem Zeitablauf die Verhältnisse im Ohr darstellen können. Ein weiteres wichtiges Problem ist die Transformation der mechanischen Schwingung der Basilarmembran in nervöse Erregung durch die Haarzellen sowie deren Innervation, Anschirung genannt. Lorente de N61937 zeichnete ein recht genaues Bild der Haarzellen. Viele Anatomen und Physiologen haben seither ihren Aufbau untersucht: Fernandez 1951, Neubert et al. 1960, Engström et al. 1962, Fex 1962 und Spöndlin 1970. Ebenso haben die Funktion der Haarzellen Davis 1934, Tasaki et al. 1954, Ranke et al. 1960, Kiang et al. 1960, Katsuki et al. 1962, Butler 1964, Dallos 1968 untersucht und somit den Anschluß an die unübersehbare Vielzahl von Arbeiten über den zentralen akustischen Verarbeitungsapparat geschaffen.

2. Physiologische Grundlagen

2.1 Adäquater Reiz

Der adäquate Reiz für das Ohr ist ein Schallereignis. Schalle entstehen durch Schwingungen eines Mediums, in der Regel der Luft, die sich meist als Longitudinalwellen im Raume ausbreiten. Es gelten dabei die physikalischen Gesetze der Reflexion, Beugung und Interferenz. Schalle lassen sich durch Amplitude, Frequenz und Phase charakterisieren. Es werden dabei reine Sinustöne, Kombinationen von Sinustönen, Klänge, Schmalbandrauschen, gefiltertes Rauschen, weißes Rauschen, Rausch- oder Sinustonimpulse, Klicks oder Knackse und Impulsfolgen verschiedenartiger Periodendauer unterschieden. Die Musik beschäftigt sich hauptsächlich mit Klängen und Klangfarben, die durch die Obertonkombination erzeugt werden. Sprachlaute dagegen bestehen aus Formanten, das sind Frequenzkombinationen, die meist in Impulsfolgen auftreten, sowie sog. Transients, intensitäts- und frequenzvariierten Schallen. All diese Fragen beschäftigen die Akustiker und sind z.B. bei Flanagan 1965 zusammenfassend dargestellt. In Abb. 1 sind einige der charakteristischen Schwingungsformen dargestellt, wobei jedoch die in Ausbreitungsrichtung der longitudinalen Schallwelle sich ausbreitenden Druckschwankungen senkrecht zur Zeitachse dargestellt sind.

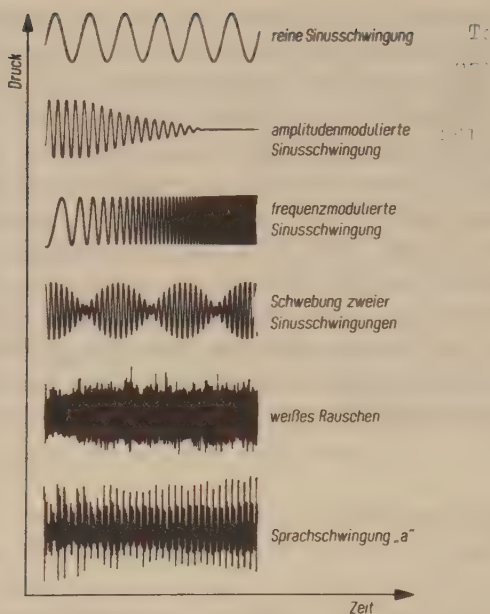


Abb. 1 zeigt eine Zusammenstellung charakteristischer Schall-schwingungen in oszillographischer Darstellung. In der Ordinate ist der Druck, in der Abszisse die Zeit angegeben.

2.21 Schalleitung und Reizverteilung

Schallreize aus der Umwelt werden über das Reizleitungssystem zum ovalen Fenster der Schnecke weitergeleitet. Dieses Reizleitungssystem besteht aus Ohrmuschel, Gehörgang und Trommelfell als dem äußeren Ohr, sowie aus Hammer, Amboß und Steigbügel im Mittelohr. Seine Aufgabe besteht darin, Schallfrequenzen von 16 - 20 000 Hz aus allen möglichen mechanischen Ereignissen herauszufiltern, den Wellenwiderstand der Luft zur Vermeidung von Reflexionen an den der Lymphe des Innenohres anzupassen und über efferente Innervationen (Pfalz 1962) der Binnenohrmuskeln sowie durch deren Reflexe einen Schallüberlastungsschutz durchzuführen.

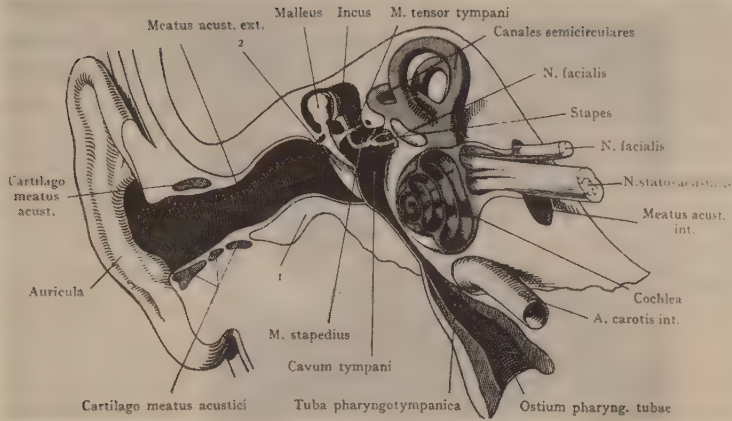


Abb. 2 Schematische Darstellung der Anatomie des Ohres

Die Schnecke als Innenohr vollführt die Reizverteilung. Nach Ohm (1843) wird durch Dispersion das ankommende Frequenzgemisch in Form einer Furieranalyse in einzelne Frequenzkomponenten zerlegt. Dies wird heute noch als allgemein gültig anerkannt, obwohl Seebeck 1841, 1843 und 1844 schon zeigen konnte, daß zur Erkennung einer Tonhöhe nur zwei Schwingungen notwendig seien und die Sprache aus einer Vielzahl kurzer Übergangstöne (Transients) besteht. Zur Furieranalyse sind aber nur Töne im eingeschwungenen Zustand geeignet, der erst nach vielen gleichartigen Sinusschwingungen erreicht werden kann. Durch die von v. Békésy schon 1928 beschriebenen und 1960 zusammenfassend dargestellten und von Ranke 1931, 1934, 1942 und 1950 berechneten Mechanismen der Wanderwellentheorie werden die einzelnen Frequenzkomponenten an unterschiedlicher Stelle der Basilarmembran abgebildet. Die Schnecke wird dabei aus zwei Kanälen bestehend angenommen, wobei, wie in Abb. 3 gezeigt, die Basilarmembran mit all ihren Aufbauten die Trennmembran darstellt. Den oberen Kanal bilden die Skala vestibuli und media, die an das ovale Fenster angeschlossen sind, den unteren die an das runde Fenster anschließende Skala tympani.

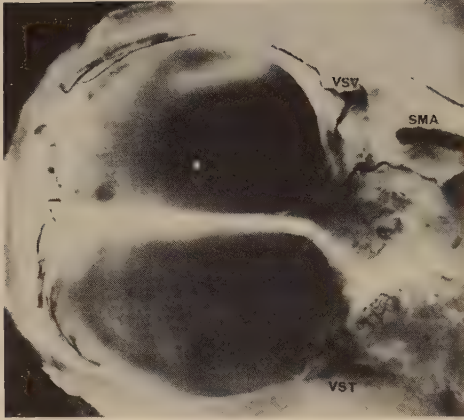


Abb. 3 Querschnitt durch eine Schneckenwindung nach Axelsson

Die genannten Mechanismen lassen sich an folgendem Modell
Abb. 4 von v. Békésy 1960 anschaulich machen.



Abb. 4 Mechanisches Modell der Cochlea nach v. Békésy 1960

Durch die Bewegung des Steigbügels bildet sich in der Lymphe der Skala vestibuli eine longitudinale Druckwelle aus, die in die Schnecke hineinfließt. Die sich nach allen Seiten hin ausbreitenden Druckschwankungen bauchen die Basilarmembran aus und erzeugen somit Transversalwellen, die zusammen mit der Druckwelle über die Membran laufen. Dabei wird die Lymphe der Skala tympani in Bewegung versetzt, die ihrerseits über das Foramen rotundum in die Paukenhöhle ausweichen kann. Abb. 5 zeigt diesen Übergang der Longitudinal- in Transversalwellen in der Skala vestibuli, berechnet von Rinsdorf 1971 nach Meßdaten von v. Békésy 1960.



Abb. 5 Flüssigkeitsbewegungen der Skala vestibuli bei Beschallung mit reinem Dauersinuston fester Frequenz nach Rinsdorf 1971

Da die einzelnen Basilarmembranelemente unterschiedlich frequenzabgestimmt sind und zwar nach v. Békésy 1928 so, daß ihre Eigenfrequenz zum Helikotrema hin abnimmt, ist, wie Kenner 1960, 1963 und Wetterer 1968 für Arterienschläuche zeigten, der Wellenwiderstand frequenzabhängig. Das bedeutet, daß die hohen Frequenzanteile im Gegensatz zu den niedrigen schon sehr nahe am ovalen Fenster in die andere Skala überwechseln und

dabei die Basilarmembran stark auslenken. Nach Tonndorf 1957 kann somit das Innenohr als eine Serie von abgestimmten Tiefpaßfiltern angesehen werden, das tiefe Frequenzen sehr weit nach innen durchläßt, bevor ihre Schwingungsenergie über die Basilarmembran an die andere Skala abgegeben wird, und hohe Frequenzen dagegen schon sehr bald übertreten läßt. Die dabei auftretenden Schwingungsformen der Basilarmembran sind in Abb. 6 entsprechend den Vorstellungen Tonndorfs 1957 gezeigt.

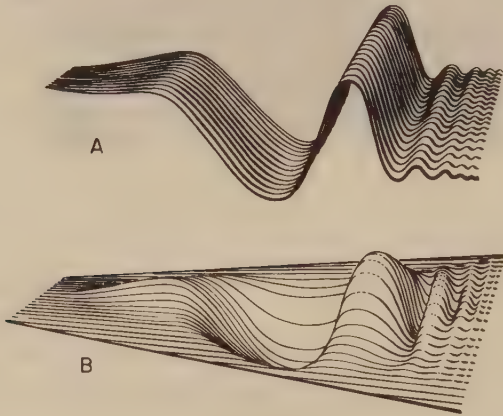


Abb. 6 Momentanbild der Basilarmembranschwingung bei Beschallung mit reinem Sinuston fester Frequenz nach Tonndorf 1957, aus Keidel 1968

Dabei entsteht ein von der jeweils angebotenen Frequenz örtlich abhängendes flaches Maximum der Basilarmembranschwingung, dessen Gipfel zur Wahrnehmung der Tonhöhe führt. Mechanische Eigenschaften der Membran (Tonndorf 1970), laterale Inhibition und Excitation (v. Békésy), Periodizitätsanalyse im ZNS (Nordmark 1970) durch teilweise abgelehnte (Wittfield 1969) nervöse Uhren (Keidel 1971) oder Laufzeitanalysatoren (Licklider 1959) sollen zur Versteilung der Frequenzantwortkurven bzw. zur Verschärfung der Tonhöhendiskriminierung führen.

2.22 Transformation mechanischer Bewegung in nervöse Erregung

Die Aufgabe der Transformation kommt den Haarzellen auf der Basilarmembran zu, die den Stützapparat des Cortischen Organs (Abb.7) flankieren und mit ihrem oberen Ende an die Tektorialmembran heranreichen. Durch buchdeckelartige Bewegung der Basilarmembran um die Lamina ossea spiralis als Drehpunkt entsteht entweder eine Scherbewegung der Sinneshaare oder, einer anderen Hypothese zufolge, eine Lymphströmung durch den engen Spalt (Düse nach Neupert 1960) unter der Tektorialmembran, wodurch die Hörhäarchen verbogen und in ihnen Erregungsschemismen in Gang gesetzt werden.

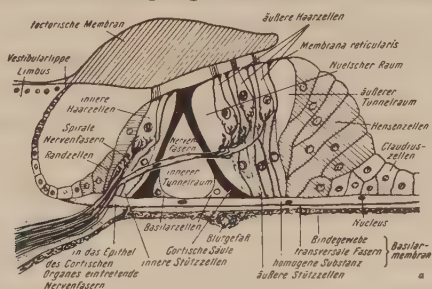


Abb. 7 Cortisches Organ im Querschnitt

Diese Chemismen erzeugen reizsynchrone Erregungswellen, die entweder mechanisch oder nervös gleichgerichtet (Ranke 1931) und zu einem Rezeptorpotential aufintegriert werden. Über die Korbzellen an die Spiralnerven weitergegeben führt diese Erregung wohl am 1. Internodium der Spiralnerven zu Nervenaktionspotentialen. Die Anschirrung (Davis 1950, Spoendlin 1965) zeigt dabei (Abb.8) ein ganz charakteristisches Muster und soll nach Ranke 1960 und Keidel 1971 schon zu einer Versteilung der Frequenzantwortkurven führen.



Abb. 8 Anschirrung der Haarzellen an das ZNS nach Spoendlin 1965

Die weitere nervöse Verarbeitung geschieht dann im Gehirn, in den Neuronen der Kerngebiete der in Abb. 9 dargestellten spezifischen und unspezifischen akustischen Leitungsbahnen und führt schließlich zur Wahrnehmung des Schallereignisses, beispielsweise einer Tonempfindung.

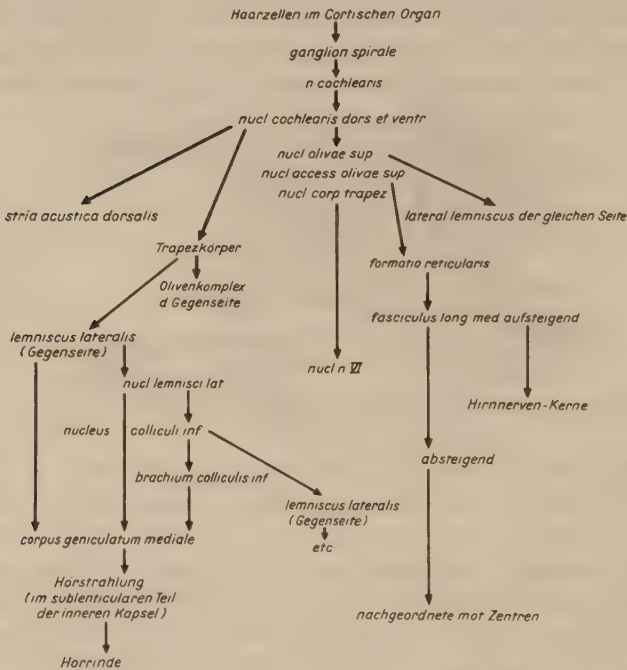


Abb. 9 Schema der akustischen Leitungsbahnen

2.3 Subjektive Empfindung

Jedes durch das Sinnesorgan aufgenommene Schallereignis führt zu einer subjektiven Empfindung, die je nach Lautheit, Tonhöhe, Lokalisation der Schallquelle und semantischer Bedeutung verschieden interpretiert wird.

2.31 Lautstärke und Lautheit

Die Lautstärke in Phon und Lautheit in Sone sind in der Regel mit der Schwingungsamplitude des Schalles korreliert und überstreichen dabei einen enormen Intensitätsbereich von 10^{-15} Watt, was nach Stevens 1970 dem Summen einer Mücke hinter einer Fensterscheibe bis zum Donnern eines Düsenmotors von mehreren Watt entspricht. Diese Leistung erzielt das Ohr nur durch eine logarithmische Empfindungsskala, wie sie z.B. von Stevens 1959 angegeben wurde. Interessanterweise ist auch die Reizstärke-Erregungsbeziehung nach Keidel 1965 und 1966 logarithmisch. Dies konnte auch am tierischen Summenpotential durch David et al. 1966 und mit Mikroelektroden an einzelnen Neuronen durch David et al. 1968 bestätigt werden. Jedoch ist Lautheitsempfindung nicht etwa konstant, sondern ist von vielen Faktoren abhängig. So hat das Ohr die Fähigkeit, durch Adaptation, wie Ranke 1961 und Keidel et al. 1961 darlegen konnten, seine Empfindlichkeit auf die aktuelle Lautstärke eines Schalles einzustellen oder durch Gewöhnung, Habituation genannt, die Lautheitsempfindung auf oft sich wiederholende Schallereignisse zu vermindern. Ein weiterhin bekanntes Phänomen ist die Verdeckung durch gleichzeitig angebotene Töne: masking, z.B. bei Deatherage et al. 1957 genannt, oder die Vertäubung durch vorangehende Töne: fatigue, bei Ward 1968 behandelt. Schließlich spielen subjektive Faktoren eine große Rolle. So können durch Aufmerksamkeitszuwendung akustische Signale aus Rauschen herausgehört werden (Green 1958 und 1960), ein Effekt, der sogar am Menschen durch Bechtereva 1971 neurophysiologisch mit implantierten Elektroden im Gehirn nachgewiesen werden konnte.

2.32 Tonhöhe

Die Tonhöhe steht im Zusammenhang mit der Frequenz (Stevens 1936), frequency pitch genannt, oder mit der Periode von kurzen Schallereignissen, der periodicity pitch (Small 1970), als die ursprünglich untersuchte Form der Tonhöhenempfindung (Seebeck 1841, Ohm 1843, Hermann 1912, Schouten 1940, 1962 und 1970, Lichlider 1954). Das letzte Phänomen wird auch residue

(Keidel 1966) genannt. Bei Einwirkung zweier oder mehrerer Tonhöhen kann man diese unterscheiden, falls diese nicht in die gleiche Frequenzgruppe fallen (Feldtkeller 1956, Scharf 1970). Die Frequenzunterschiedsschwelle ist dabei sehr niedrig und beträgt bei 1000 Hz 50 Hz (Plomp 1965) und ist für successiv dargebotene Töne noch niedriger (Keidel 1966). Es ist weiterhin wohl bekannt, daß mehrere Töne, gleichzeitig angeboten, entweder einen Mißklang oder einen harmonischen Zusammenklang ergeben können. Eine neurophysiologische Erklärung dafür ist durch Keidel 1970 und David et al. 1969 versucht worden. Schließlich ist anzunehmen, daß Spracherkennung zunächst auf dem Erkennen von Frequenzkombinationen, Frequenzänderungen und Intensitätsvariationen basieren muß und, obwohl eine Reihe von Forschern dieses Gebiet behandelt haben (Flanagan 1965, Zwicker 1970, u.a.), sind bisher wenig neurophysiologische Daten für eine Erklärung vorhanden (Evebs 1964, David et al. 1971).

2.33 Räumliches Hören

Richtungs- und Entfernungshören dienen dem Menschen zur Lokalisation einer Schallquelle. Das Phänomen an sich ist wohl bekannt und schon Venturi 1800 und Johannes Müller 1840 haben darauf hingewiesen. In der Zwischenzeit sind von Galambos et al. 1959 Neurone im Nucleus accessorius gefunden worden, die besonders auf Zeitunterschiede von Schallereignissen zwischen dem linken und rechten Ohr ansprechen. Da ein Richtungseindruck (Wigand 1960, 1962 a und 1962 b) durch solche Zeitunterschiede erzeugt werden kann, ist anzunehmen, daß solche Zellen den Zeitunterschied zu einem Richtungseindruck verrechnen können. Keidel et al. 1960 konnten zeigen, daß auch Intensitätsunterschiede zwischen rechts und links einen Richtungseindruck erwecken. Das gegenseitige Abwägen zwischen Intensitäts- und Zeitdifferenz wird trading genannt. Zusätzlich vermag das Ohr Entfernungen zu erkennen. Auch hier werden zwei Funktionsmechanismen zur Erklärung herangezogen. Hohe Frequenzanteile eines Schalles werden mit zunehmender Entfernung der Schallquelle weggefiltert, so daß daraus ein Entfernungseindruck resultiert. Außerdem vermag das Ohr die Schallschnelle, d.h. die

rhythmischen Strömungsgeschwindigkeitsschwankungen der Luft bei sehr naher Schallquelle wahrzunehmen und so z.B. das Flüstern als sehr nahe am Ohr zu erkennen.

2.34 Höherwertige Wahrnehmungsqualitäten

Neben den genannten primitiven Sinneseindrücken sind Schallergebnisse auch in der Lage, höherwertige Empfindungen auszulösen, die dann zu Aufmerksamkeitszuwendung und ähnlichem führen können. So erregen herannahende Schallquellen das Gemüt mehr als sich entfernende und nichtrhythmische oder gar unerwartete Schalle erhöhen die Aufmerksamkeit mehr als gegenteilige. Ebenso werden bekannte Stimmen, wie etwa die des eigenen Kindes oder eines geachteten Lehrers, viel leichter wahrgenommen als fremde. Unter Umständen ist das menschliche Ohr sogar in der Lage, aus einem dichten Stimmengewirr die interessierende Stimme herauszuhören. Dies kann sogar soweit führen, daß gewisse Schallinformation in reines Rauschen hineininterpretiert wird. All diesen Phänomenen liegen nicht meßbare Informationsinhalte zu Grunde, bei denen nach Keidel 1970 vielmehr die Bedeutung (Semantik) der Nachricht für das betreffende Individuum in den Vordergrund tritt. Ob dabei die Bedeutung schon angeboren vorhanden war, durch Prägung im Frühkindesalter festgelegt, durch wiederholtes Auftreten bedingt oder durch Verabredung erst geschaffen wurde, spielt für die Wahrnehmung keine große Rolle.

Nur sehr wenige dieser Erscheinungen besitzen jedoch neurophysiologisch faßbare Korrelate, die zu ihrer Erklärung beitragen könnten, und obwohl die audilogische Forschung ständig neue Funktionsmechanismen aufdeckt, ist der Gehörsinn des Menschen noch weit davon entfernt, als bekannt zu gelten. Zu alledem zeigen auch andere Wissenschaftszweige großes Interesse an der Aufklärung der genannten Mechanismen. Hierzu zählen insbesondere solche, die sich mit Zeichen- und Mustererkennung befassen und mit der rein mathematischen Behandlung solcher Fragen noch keinen Erfolg hatten. Aus diesem Grunde wird vielerorts der Versuch unternommen, zur weiteren Aufklärung Funktionsmodelle einzusetzen.

3. Über das Wesen der Modellierung

Jeder denkende Mensch besitzt ein geistiges Modell seiner Umwelt, an dem er seine geplanten Taten auf ihre Brauchbarkeit hin testet. Schon in vorgeschichtlicher Zeit hat der Mensch diese Modellvorstellungen in Höhlenmalereien und Skulpturen materialisiert und durch Beschwörung der Jagdgötter, Überprüfung seiner Speerwurfsicherheit und rituelle Belehrung seiner Jugend alles zu tun versucht, was ihn für den Kampf um das Dasein besser rüstete. Bis in die Gegenwart werden Modelle gleichartig verwendet.

3.1 Allgemeine Eigenschaften von Modellen

Die dabei angewandten Modelle sind sehr vielgestaltig und lassen sich unter Nichtbeachtung rein geisteswissenschaftlicher Gedankenmodelle am einfachsten in 3 Gruppen unterteilen: reine Formmodelle, reine Funktionsmodelle und gekoppelte Form- und Funktionsmodelle.

3.11 Formmodelle

Reine Formmodelle stellen Abbilder der Wirklichkeit dar, die, naturgetreu in Form und Farbe, keine Rücksicht auf Material und Funktion nehmen. Bei ihrer Erstellung wird streng auf die topographische Beziehung der einzelnen Formelemente untereinander geachtet. Diese Art von Modellen ist in der Medizin sehr verbreitet und umfaßt alle anatomischen Modelle und Modellbilder, deren Anwendungsgebiet in den operativen Fächern und bei allen Unterrichtsveranstaltungen zu suchen ist.

3.12 Funktionsmodelle

Im Gegensatz zu Formmodellen verzichten die reinen Funktionsmodelle auf Formtreue mit der Natur und versuchen unter Benutzung beliebigen Materials nur die Eigenschaften darzustellen, die untersucht werden sollen. Im allgemeinen versucht man dabei, funktionelle Verknüpfungen (Übertragungsfunktionen einzelner Zustandsformen (Parameter)) herzustellen und den zeitlichen Ablauf ihrer Veränderungen (Übergangsfunktionen) zu bestimmen. Dabei gelten die speziellen in der Nachrichtentechnik angewandten Gesetzmäßigkeiten der Nachrichtenübertragung.

3.121 Rechenmodelle

In reinster Form sind Funktionsmodelle jedoch mathematisch zu verwirklichen als Rechenmodelle. In Gleichungssystemen lassen sich dabei die einzelnen Parameter miteinander verknüpfen und ihre Absolutwerte mit beliebiger Genauigkeit berechnen. Da diese Berechnung Zeit benötigt, die, je nachdem ob per Hand oder mit digitalen Rechenautomaten gearbeitet wird, sehr unterschiedlich groß sein kann, ist es nicht möglich, gleichzeitig mit dem Einstellen eines Parameters die davon abhängige Meßgröße eines anderen zu erhalten. Eine Darstellung im natürlichen Zeitablauf (Echtzeitdarstellung) läßt sich deshalb nur mit Aufwand an großen Computern simulieren.

3.122 Analogmodelle

Ganz anders sind die Verhältnisse, wenn zur Darstellung der funktionellen Verknüpfung Elemente wie Pendel, Gewichte, komprimierbare Gase oder elektrische Widerstände und Kondensatoren verwendet werden, deren sichtbarer Zustand von bestimmten äußeren physikalisch meßbaren Bedingungen abhängt. Solche Gebilde nennt man Analogmodelle. Sie erlauben die Darstellung der gewünschten Vorgänge in Echtzeit, arbeiten aber in Abhängigkeit vom verwendeten Material nicht beliebig genau und werfen bei der Aufzeichnung der Ergebnisse gewisse Probleme auf. Ihre Verifikationsmöglichkeiten sind fast beliebig groß.

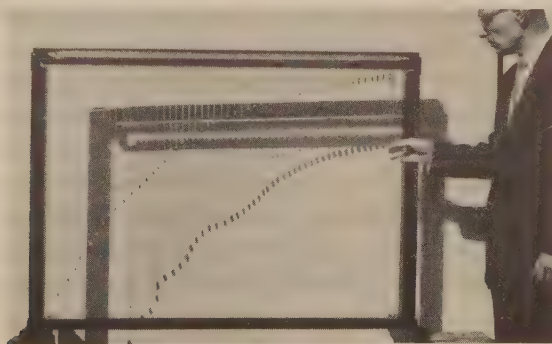


Abb. 10 Rankes Modell der Basilarmembran als Beispiel für ein analoges Funktionsmodell

So lassen sich z.B. Rezeptormodelle mit Differenzialeigenschaften (Ranke 1956) pneumatisch verwirklichen, Wellenbewegungen, wie in Abb. 10 an Rankes Pendelmodell der Basilarmembran gezeigt, mechanisch imitieren oder Kreislauffunktionen mit den elektrisch aktiven Bauteilen eines Analogrechners (Rideaout 1967) darstellen.

3.13 Gekoppelte Form- und Funktionsmodelle

Hängt schließlich die Funktion von der äußeren Form eines Gegenstandes ab, so bedienen sich die betreffenden Modellbauer der gekoppelten Form- und Funktionsmodelle. Diese sind, wie z.B. ein Flugzeugmodell zum aerodynamischen Test im Windkanal, mechanischer Art. Formen lassen sich jedoch vermittlels der Geometrie auch mathematisch darstellen und somit diese Probleme auch mit Rechen- oder Analogmodellen lösen.

3.2 Sinn und Zweck von Modelldarstellungen

Im allgemeinen werden Modelle da eingesetzt, wo Naturgesetze erforscht und überprüft, Werkzeuge und Apparaturen getestet sowie Menschen belehrt werden sollen. Der Grund dafür ist die Möglichkeit, mit Modellen klare und übersichtliche Verhältnisse durch Weglassen aller unwesentlichen Eigenschaften der nachgebildeten Natur zu schaffen. Durch geeignete Wahl der verwendeten Materialien ist weiterhin eine gute Anpassung an die technischen Möglichkeiten der Experimentatoren zu erzielen. Immerhin können solche Modelle selbst technische Verwendungsfähigkeit erlangen, so daß daraus zuweilen echte Gebrauchsgegenstände wie Greifer aus Handmodellen und Spracherkennungsmaschinen aus Ohrmodellen entstehen können. Sehr häufig werden Modelle jedoch da eingesetzt, wo Systeme untersucht werden sollen, die einer direkten Messung nicht oder nur teilweise zugänglich sind. So haben z.B. amerikanische Astronomen und Astronauten den Meteoritenkrater des Nördlinger Rieses der Fränkisch-Schwäbischen Alb als geologisches Modell eines Mondkraters benutzt, um ihre Mondexpeditionen vorzubereiten (Schmidt 1970).

3.3 Zielsetzung akustischer Modellierung

In ganz besonderem Maße sind sowohl Sinnesorgane wie das Ohr als auch das Zentralnervensystem der direkten Untersuchung verschlossen. Zum Schutz vor mechanischer Störung und Zerstörung sind diese Systeme vollständig von einer Knochenschale umgeben und ändern bei deren Eröffnung ihren Funktionszustand sehr erheblich. Gerade die otologische Forschung ist aber auf die Kenntnis einzelner Funktionszusammenhänge angewiesen und bedient sich deshalb seit langem der Modellbildung. Demgegenüber aber ist gerade das Ohr mit seinem nachgeschalteten nervösen Verarbeitungsapparat durch die Möglichkeit technischer Tonerzeugung besonders leicht und sehr exakt von außen ansteuerbar und daher zum Studium allgemeiner Funktionsmechanismen im menschlichen Gehirn besonders geeignet. Diesem Studium sind aber da Grenzen gesetzt, wo nicht mehr einzelne Elemente z.B. mit Mikroelektroden untersucht, sondern die Beziehungen vieler funktionell zusammengehöriger Systemteile zueinander getestet werden sollen. Wie Keidel 1966 bei der Darstellung der Konvergenz-Divergenzschaltung einzelner Nervenzellen im Zentralnervensystem schon betonte und Bechtereva mit Bundzen 1971 an Messungen der Aktivität tiefer Hirnstrukturen am Menschen zeigen konnten, spielt bei der Informationsverarbeitung im Gehirn die Wechselwirkung der einzelnen Ganglienzellen untereinander mindestens eine ebenso große Rolle wie die zellinternen Vorgänge der Neurone.

Diese Problemstellung läßt sich bislang nur mit Hilfe von Neuronenmodellen lösen, deren Einzelelemente alle bekannten Eigenschaften echter Neurone besitzen und deren Funktionszustand simultan durch ein geeignetes Abfragesystem dargestellt werden kann. Bei natürlicher Beschallung eines solchen Modells läßt sich die Informationsverarbeitung bis hin zur Muster- und Zeichenerkennung, einem der wichtigsten Probleme der Neurokybernetik, in allen Einzelheiten verfolgen, den natürlichen Verhältnissen anpassen und naturwissenschaftlich erklären.

3.4 Spezielle Anforderungen an das Modell

Aus oben genannten Gründen sind folgende Anforderungen an ein solches Analogmodell des Gehörsystems zu stellen:

- 3.41 Empfindlichkeit des Modelleinganges für natürliche Schallwellen durch Verwendung geeigneter Mikrophone.
- 3.42 Übersichtlicher, verlustfreier und leicht meßbarer Funktionsablauf durch Verwendung elektrischer Funktionsgrößen und elektronischer Bauelemente.
- 3.43 Möglichkeit der simultanen, den Funktionsablauf nicht beeinflussenden Darstellung aller oder vieler Elemente durch ein geeignetes Abfragesystem. Dies ist möglich durch die Anwendung einer Serie von sog. Sample- und Hold-Einheiten, die mit hoher Frequenz getaktet während eines Taktablaufes die jeweils anliegende Spannung festhalten. Über ein ebenfalls getaktetes dynamisches Schieberegister läßt sich das festgehaltene Ortsmuster der verschiedenen Spannungen in ein serielles, d.h. zeitlich hintereinander an einem Meßpunkt anliegendes Zeitmuster der verschiedenen Spannungen umwandeln und einem Laborrechner (Finkenzeller 1972) zur Darstellung zuführen oder auf einem Oszillographenschirm sichtbar machen. Diese oszillographische Darstellung ist im nächsten Bild erläutert.

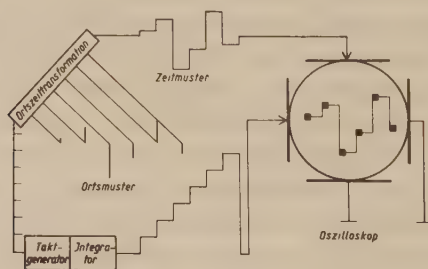


Abb. 11 Technik der oszillographischen Ortsmusterdarstellung. Ortsmuster A wird über ein Schieberegister in ein Zeitmuster B und dieses in ein Ortsmuster C transponiert.

- 3.44 Möglichkeit, einzelne Elemente entsprechend den aus der Histologie (Spoendlin 1970) bekannten gegenseitigen Anschirrunsbildern miteinander zu verknüpfen.
- 3.45 Möglichkeiten der Immitation folgender Eigenschaften einzelner akustischer Neurone:
1. Abhängigkeit der Erregungsgröße von der Reizstärke, wenn möglich in logarithmischem Maßstab.
 2. Adaptation der Erregung bei gleichbleibendem Dauerreiz.
 3. Lokale und temporale Summation.
 4. Bahnende und hemmende Wirkung bei Erregungsübertragungen.
 5. Manifestation der Erregung als Membranpotential.
 6. Transformation des letztgenannten in Nervenaktionspotentialfolgen.
 7. Zunehmende Phasenbeziehung zwischen den einzelnen Schallwellenmaxima und der Generation von Nervenaktionspotentialen mit sinkender Schallreizfrequenz (Volley-Theorie).
- 3.46 Möglichkeiten der Immitation folgender Eigenschaften des ganzen akustischen Systems:
1. Zuordnung einzelner Schallreizfrequenzbänder (Tonhöhen) zu bestimmten Nervenzellen oder Zellgruppen (tonotope Frequenzabbildung).
 2. Bei Angebot einer periodischen Folge kurzer Sinustöne Zuordnung der Periodengrundfrequenz zu bestimmten Tonhöhen (Residuephänomen).
 3. Optimierung der Frequenzabbildung (Versteilung der Frequenzantwortkurven) z.B. durch Kontrastanhebung.
 4. Konstanz der Funktion bei Ausfall von Elementen.
 5. Elimination statistischer, die Informationsübertragung verfälschender Funktionsschwankungen einzelner Systemelemente.
 6. Überlastungsschutz.

4. Methodik

Wie schon weiter oben ausgeführt, soll das Analogmodell des akustischen Sinneskanals, im folgenden kurz Modell genannt, natürliche Schallereignisse verarbeiten und seinen Funktionsablauf in elektrischen Größen wiedergeben. Aus diesem Grunde wurde ein Mikrophon als Eingang in ein nachgeschaltetes elektronisches Netzwerk verwendet. Das Netzwerk selbst ist mit Operationsverstärkern, Transistoren und Dioden sowie passiven elektrischen Bauelementen ausgelegt worden. Sein allgemeiner Aufbau ist in Abb. 12 und in der folgenden Übersicht dargestellt.

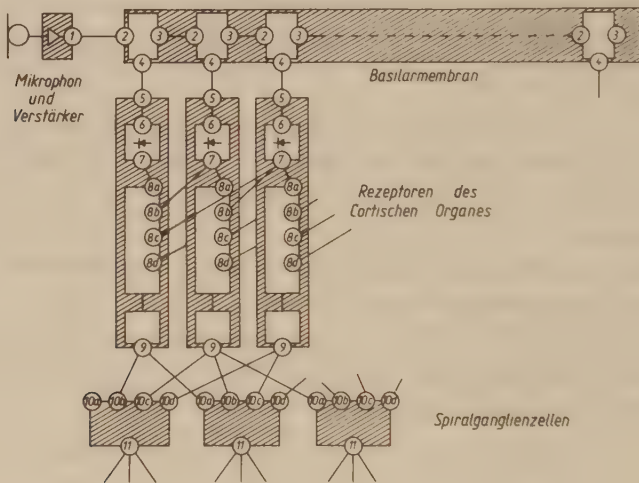


Abb. 12 Übersicht über die einzelnen Funktionselemente des Modells

4.1 Übersichtsdarstellung

Das am Mikrophonenausgang (1) meßbare elektrische Analogon zur natürlichen mechanischen Schallschwingung wird an den Eingang der künstlichen Membran gelegt, die ihrerseits aus einer Serie von 64 abgestimmten elektrischen Filtern mit je einem Eingang (2) und zwei Ausgängen (3) und (4) besteht. Einer der Ausgänge

(3) gibt die Schwingung an das nächste Element und der andere (4) an einen der Eingänge des Abfragesystems weiter. Jeder Ausgang (4) ist schließlich auch mit je einem Rezeptoreingang (5) verbunden. Der Rezeptor enthält einen Gleichrichterteil mit dem Eingang (6) und dem Ausgang (7), einen Integrations- und Summationsanteil mit den Eingängen (s_a , s_b , s_c ... usw.), die entweder bahnenden oder hemmenden Charakter aufweisen, und einem Pulsfrequenzmodulator, der das Generatorpotential in Nervenaktionspotentiale umwandelt. Sein Ausgang (9) kann beliebig mit einem oder mehreren bahnenden und hemmenden Eingängen (10_a , 10_b , 10_c ... usw.) der nächsthöheren Ganglienzellschicht verknüpft werden. Diese Neuronen bestehen aus Integratoren und Pulsfrequenzmodulatoren und erzeugen ein entsprechendes Membranpotential, das seinerseits Anlaß zur Generation von Aktionspotentialen (Ausgang 11) gibt. Zwischen den einzelnen Ein- und Ausgängen ist somit eine beliebige Verschaltung der Elemente miteinander möglich und zusätzlich der Anschluß an das Abfragesystem gegeben.

4.2 Einzeldarstellung der Elemente

4.21 Mikrophoneingang

Ein der Empfindlichkeit des menschlichen Ohres angepaßtes Mikrophon mit einem Frequenzdurchlaßbereich von 20 Hz bis 16 000 Hz bildet den Eingang für ein Verstärkersystem, dessen Verstärkungsfaktor frequenzabhängig bei 1000 - 2000 Hz am größten ist.

4.22 Verstärker

Durch Verwendung eines extern modulierbaren Operationsverstärkers (CA 30 80) wird ein Überlastungsschutz erreicht. Dies geschieht durch Rückkoppelung der gesamten Schallinformation über einen exponentiellen Verstärker (752 N von Fa. Analog Devices), der im hohen Intensitätsbereich den Modulationsverstärker stark drosselt. Ein nachgeschalteter Leistungsverstärker mit niederohmigem Ausgang dient der Anpassung des Eingangssystems an die Basilarmembran. In Abb. 13 ist die Eingangs-Ausgangsfunktion (Kennlinie) dieses Systems wiedergegeben.

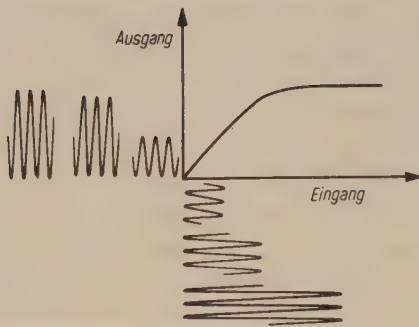


Abb. 13 Kennlinie des Eingangssystems mit der Mikrophonausgangsspannung in der Abszisse und der Verstärker-
ausgangsspannung in der Ordinate.

4.23 Basilarmembran

Wie auf S. 10 ausgeführt, stellt jeder Querschnitt der Scala tympani ein Tiefpaßfilter in Längsrichtung dar, dessen Frequenzabstimmung sich aus der Elastizität des begrenzenden Basilarmembranabschnittes sowie der bewegten Masse der Lymphe ergibt. Als elastische Grenzfläche wirkt die Basilarmembran wie ein frequenzabhängiges Leck zwischen den beiden Skalen. Niederfrequente Schwingungen regen den jeweiligen Membranabschnitt zwar zu Schwingungen an und gehen dadurch teilweise an die Scala vestibuli verloren, werden aber zum größten Teil in Längsrichtung, und zwar umso mehr, je stärker die Membran gedämpft ist, weitergegeben. Schwingungen in Resonanzfrequenzen dagegen bewegen den Membranabschnitt maximal, wodurch alle Schwingungsenergie übertritt und die Welle erlischt. Dabei erzeugt die mit abnehmender Dämpfung zunehmend höhere Schwingungsamplitude den Reiz für die Haarzellen.

Wird ein solcher Basilarmembranabschnitt durch die Druckwelle in der Scala tympani aus seiner Ruhelage ausgelenkt, entsteht eine rüktreibende elastische Kraft E , die der Direktionskon-

stanten D (= Federkonstante) und der Auslenkung x proportional ist. Es ist also

$$E = D \cdot x$$

Bei Druckabfall bewegt sich die elastische Membran durch E beschleunigt zur Ruhelage hin. Die dabei auftretende Beschleunigungskraft B ist der bewegten Masse m und der Beschleunigung $\frac{d^2x}{dt^2}$ proportional, also

$$B = m \cdot \frac{d^2x}{dt^2}$$

Beim Durchgang durch die Ruhelage ist der Anteil der Membran an kinetischer Energie maximal. Die Bewegung ist entsprechend schnell und bewirkt so lange einen Ausschlag in anderer Richtung, bis alle Energie in potentielle Energie umgewandelt ist und der gleiche Vorgang mit umgekehrtem Vorzeichen wieder beginnt. Für diese ungedämpfte Schwingung gilt das 3. Newtonsche Gesetz der Mechanik (*actio gleich reactio*), es ist also die Summe der Kräfte

$$B + E = 0$$

Daraus folgt durch Einsetzen die Bewegungsgleichung der reibungsfreien Schwingung

$$m \cdot \frac{d^2x}{dt^2} + D \cdot x = 0$$

Unter realen Bedingungen treten jedoch in Abhängigkeit K vom Medium Reibungskräfte R auf, die der Bewegung entgegengesetzt und proportional zur Geschwindigkeit $\frac{dx}{dt}$ sind.

Es ist somit

$$R = -K \cdot \frac{dx}{dt}$$

Auch für gedämpfte freie Bewegung gilt "*actio gleich reactio*", d.h. die Summe aller Kräfte ist 0. Woraus sich die folgende Bewegungsgleichung ergibt

$$B + R + E = 0$$

$$m \cdot \frac{d^2x}{dt^2} - K \cdot \frac{dx}{dt} + D \cdot x = 0$$

Für erzwungene Schwingungen ist die Summe der Kräfte nicht 0, sondern gleich der erzwingenden Kraft F . Ganz allgemein läßt sich diese Gleichung unter Ersatz von m durch A , $-K$ durch B , D durch C und $\frac{dx}{dt}$ durch $\dot{x}$ folgendermaßen als Differentialgleichung schreiben

$$A\ddot{x} + B\dot{x} + Cx = F$$

oder

$$A\ddot{x} = -B\dot{x} - Cx + F$$

Eine solche Differentialgleichung ist analogrechentechnisch leicht lösbar, da ein Integrator I mit $\dot{x}$ am Eingang $-x$ am Ausgang zeigt, die Addition direkt am Verstärker V und die Multiplikation mit einer Konstanten durch ein Potentiometer P möglich ist.

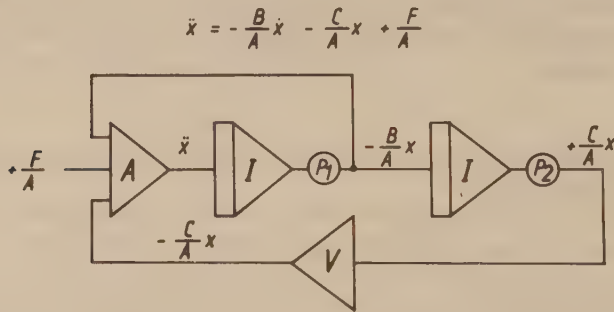


Abb. 14 Vorschrift zur Lösung der Bewegungsgleichung mit dem Analogrechner

Mit Hilfe von Operationsverstärkern und dem im Anhang gezeigten Schaltbild 1 läßt sich das Analogrechensystem unter Verzicht auf extreme Genauigkeit mit relativ geringem Aufwand kopieren. Durch geeignete Wahl der frequenzbestimmenden Elemente kann man nun eine Serie solcher Schwingkreise so abstimmen, daß ihre Eigenfrequenz von Element zu Element abnimmt, und erhält so ein elektronisches Modell der Basilararmembran. Auch andere funktionelle Eigenschaften wie z.B. die Dämpfung sind an entsprechender Stelle einstellbar. Der mechanische Aufbau dieser und aller entsprechenden Schaltungen ist in Steckkartenbauweise durchgeführt worden. Mittels photographischer Methoden

wurde dazu der in Schaltbild 2 gezeigte Verdrahtungsplan aus kupferkaschierten Epoxydharzplatten herausgeätzt und die entsprechenden Bauelemente in Perforationslöchern festgelötet. Eine der so erstellten Steckkarten ist in Abb. 15 gezeigt.

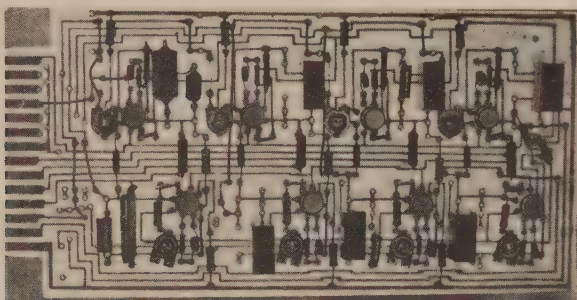


Abb. 15 Steckkarte als Träger von 4 abgestimmten Basalarmembranelementen mit den elektrischen Bauteilen auf der dem Betrachter zugewandten Seite und den Leitungsbahnen auf der anderen.

Über Vielfachstecker stehen die Stecksockel aller Elemente des Modells miteinander in Verbindung. Abb. 16 zeigt dazu die Installation der Steckkartensockel im Trägerrahmen des Modells.



Abb. 16 Ansicht der im Trägerrahmen montierten Steckkarten.

4.24 Rezeptor

Sinusförmige Membranschwingungen führen im Rezeptor zum reizstärkeabhängigen Rezeptorpotential, das seinerseits Anlaß zur Generation von Nervenaktionspotentialen gibt. Dazu sind drei Verarbeitungsschritte nötig: Gleichrichtung, Integration und Pulsfrequenzmodulation.

4.241 Gleichrichtung

Da das Modell einen großen Aussteuerbereich aufweisen soll, sind einfache Gleichrichterdioden nicht verwendbar, weshalb die in Schaltbild 3 gezeigte elektronische Schaltung und der in Schaltbild 4 dargestellte Verdrahtungsplan angewendet wurden.

4.242 Integration

Die am Ausgang des Gleichrichters meßbaren Halbwellen werden von einem Integrator zum Rezeptorpotential aufintegriert. Schon an dieser Stelle des Sinneskanals scheint, wie Vergleichsmessungen am Auge zeigen, Adaptation stattzufinden. Aus diesem Grunde wurde der einfache Integrator unter Zuhilfenahme von Rankes Adaptationsgleichung (Keidel 1961) zu einem adaptativen Integrationssystem erweitert. Dazu sind folgende Überlegungen angestellt worden. Sowohl neurale als auch chemische Vorgänge scheinen am Adaptationsvorgang beteiligt zu sein, in welchem Ausmaß, ist jedoch noch ungeklärt. Im Prinzip lassen sich beide Mechanismen mathematisch gleichartig darstellen. Ausgehend von Rankes Adaptationsgleichung (Keidel 1961), in der die Bildungsgeschwindigkeit v_b einer Erregungssubstanz x aus dem Vorrat a einer Konstanten k_1 und dem Reiz I proportional ist nach $v_b = k_1 \cdot I \cdot (a-x)$ und die nachfolgende Verminderung der Erregung durch den Rückbildungsstoffwechsel mit der Geschwindigkeit $v_b = k_2 \cdot x^2$, läßt sich eine Differentialgleichung 2. Ordnung entwickeln:

Aus der Bildungsgeschwindigkeit von x

$$\frac{dx}{dt} = \dot{x} = - Ixk_2 + k_1(a-x)^2$$

und der Rückbildungsgeschwindigkeit

$$\frac{dy}{dt} = \dot{y} = k_1 I y$$

unter Einsetzen von $y = (a-x)$ erhält man

$$\ddot{x} = -k_3(k_2\dot{x} + k_1x + I)$$

Diese Differentialgleichung ist mit der in Abb. 17 gezeigten Lösungsvorschrift mit dem Analog-Computer zu lösen.

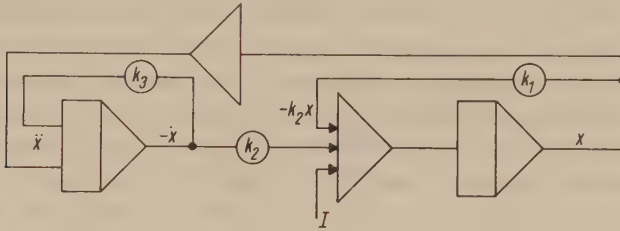


Abb. 17 Lösungsvorschrift für Ranks Adaptationsgleichung

Diese gezeigte Differentialgleichung der Adaptation läßt sich mit dem Analogrechner nach der in Schaltbild 5 gezeigten Vorschrift lösen. 2 Vorgänge spielen dabei eine Rolle:

1. die durch den Shuntwiderstand am Integrationskondensator bedingte, nichtlineare exponentielle Veränderung des Anstiegs und Abfalls der Erregung,
2. die zur Adaptation führende verzögerte Rückwärtshemmung der Rezeptoren.

Um die gegenseitigen bahnenden und hemmenden lateralen Verbindungen zwischen den Rezeptoren zu ermöglichen, ist dem Integriersystem ein Summierer mit direkten und invertierenden Eingängen vorgeschaltet worden. Die Realisation mit Operationsverstärkern geschah nach Schaltbild 6.

4.243 Pulsfrequenzmodulation

Die Anzahl der am 1. Internodium der Spiralnervenfaser messbaren Nervenaktionspotentiale ist dem Rezeptor- bzw. Generatorpotential der Sinneszelle proportional. Zur Darstellung

dieses Sachverhaltes ist ein Spannungsfrequenzwandler nötig, der als Pulsfrequenzmodulator arbeitet. Er besteht aus einem Integrator, der das anliegende Generatorpotential zeitlich aufintegriert, bis eine Schwelle, dargestellt durch einen nachgeschalteten Schwellendetektor, erreicht ist und ein Multivibratorimpuls ausgelöst wird. Dieser Impuls setzt den Integrator wieder auf seinen Ausgangswert und löst einen dem Nervenaktionspotential entsprechenden Dreieckimpuls aus, der an das Leitungssystem weitergegeben wird. Durch Verändern der Schwellenspannung läßt sich die Erregbarkeit variieren, durch Addition einer konstanten Spannung eine Spontanaktivität erzeugen. Wie aus neurophysiologischen Messungen an Sinnesnervenfasern und aus psychologischen Untersuchungen bekannt ist, besteht ein logarithmischer Zusammenhang zwischen Reiz und Erregungsgröße. Diesen Tatbestand kann man zwanglos aus der Undichtigkeit der aufintegrierenden Nervenzellmembran ableiten und den Integrationskondensator teilweise kurzschließen. Bei niedrigem Generatorpotential wirkt sich dieser Shunt viel stärker aus als bei hohem, so daß ein exponentieller bzw. logarithmischer Zusammenhang zwischen Generatorpotential und Pulsfrequenz resultiert. In Schaltbild 7 ist der elektronische Aufbau im Einzelnen dargestellt und im Schaltbild 8 der Verdrahtungsplan sowohl des adaptierenden Integrators als auch des Pulsfrequenzmodulators gezeigt.

4.244 Neuron

Nervenaktionspotentiale führen, je nachdem ob sie hemmende oder bahnende Synapsen erreichen, zu einem IPSP (inhibitory postsynaptic potential) oder einem EPSP (excitatory post synaptic potential). Sind diese postsynaptischen Potentiale groß genug, um eine Schwelle zu erreichen, so wird ein Nervenaktionspotential ausgelöst, welches dann im Neuriten weitergeleitet wird. Im Prinzip arbeitet ein solches Neuron ähnlich wie der Rezeptor. Es findet jedoch keine Gleichrichtung der ankommenden Impulse statt. Dafür sind bahnende und hemmende Eingänge vorhanden, über die das Membranpotential in beide Richtungen verändert werden kann. Nach einer gewissen Zeit sinkt dieses wieder auf 0 zurück und zwar sowohl aus negativer als auch positiver Auslenkungsrichtung. Die dabei auftretenden Zeitkonstanten sind bei hemmender Potentialrichtung (IPSP) größer als bei

bahnender (EPSP). Operationsverstärker mit sowohl direktem (bahnend) als auch invertierendem (hemmend) Eingang sind sehr gut für eine solche Darstellung geeignet, da an beiden Eingängen je ein Integrationskondensator unterschiedlicher Dimension gelegt werden kann. Abb. 18 zeigt die dazu nötige Schaltung des Operationsverstärkers.

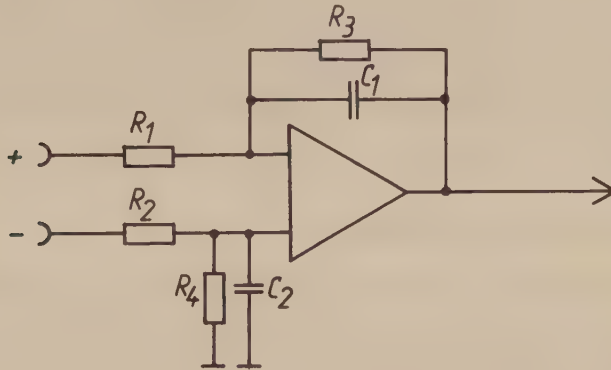


Abb. 18 Integrator mit zwei Integrationsrichtungen und exponentiellem Abfall auf 0 sowohl aus positiver als auch negativer Richtung. Die Integrationskonstante wird dabei durch R_1 und C_1 in positiver, R_2 und C_2 in negativer Richtung bestimmt, während der exponentielle Abfall aus positiver durch R_3 und aus negativer Richtung durch R_4 festgelegt ist.

Der für die Pulsfrequenzerzeugung verantwortliche Spannungsfrequenzwandler besitzt die gleichen technischen Daten wie der des Rezeptors und läßt sich durch aktivitätsgekoppelte Schwellenverschiebung leicht den natürlichen Verhältnissen in Bezug auf Refraktärstadien anpassen. Das entsprechende Schaltbild 9 ist im Anhang dargestellt, ebenso der Verdrahtungsplan in Schaltbild 10.

4.3 Abfragesystem

Wie auf S. 20 dargestellt, sollen mit dem Abfragesystem möglichst viele oder alle Elemente dargestellt werden können und zwar mittels eines Oszillographen oder eines Rechners. Dazu

sind 3 Schritte erforderlich:

1. Festhalten des momentanen Spannungswertes aller Elemente für die Zeit der seriellen, also hintereinander erfolgenden Abfragung mit anschließender Speicherung eines neuen Wertes.
2. Möglichst schnelle serielle Abfragung aller Elemente, wobei das Registriersystem den Abfragetakt und damit die Nummer des gerade abgefragten Elementes kennen muß.
3. Ein entsprechender Taktgeber, der sowohl das Festhalten als auch die Abfrage, als auch das Registriersystem steuern muß.

4.31 Sample and Hold Element

Das Festhalten von Spannungswerten geschieht elektronisch am exaktesten mit Sample and Hold Elementen. Das sind Integratoren, die infolge eines vorgeschalteten Stromverstärkers die Aufladung ihres Integrationskondensators sehr schnell, d.h. proportional zur angelegten Spannungsschwankung, ändern können. Durch einen Halteimpuls wird dessen Eingang über einen Feldeffekttransistor geöffnet und der Integrationskondensator kann sich nicht mehr oder nur über einen endlichen Innenwiderstand entladen. Dadurch wird der zuletzt erreichte Ladungs- und damit Spannungswert des Integrationskondensators festgehalten und zwar so lange, bis der Feldeffekttransistor eine weitere Ladungsverschiebung vom Eingang her freigibt. Der am Ausgang des Elementes meßbare momentane Spannungswert des Integrationskondensators kann zu jeder Zeit auf ein Meßinstrument, einen Oszillographen oder einen Rechner gegeben werden. Schaltbild 11 zeigt die Verifikation eines solchen Elementes, die in 64facher Ausführung durchgeführt wurde.

4.32 Schieberegister

Zur seriellen Abfrage aller 64 Sample and Hold Elemente ist ein entsprechend langes Abfrageregister nötig. Dieses Register besteht aus einer Serie (16 Stück) von dynamischen 4fach Schieberegistern, die hintereinandergeschaltet bei jedem Takt-

impuls ihren nächsten Ausgang auf positive Spannung (+5V = logisch 1) legen und den letzten wieder auf 0 setzen. Dadurch wird eine logische 1 im Rhythmus des Taktes durchgeschoben. An jedem Ausgang dieses 64fachen Schieberegisters liegt die Basis (Gain) eines Feldeffekttransistors, der bei logisch 1 den vom Sample and Hold Element abgenommenen Spannungswert an die gemeinsame Zuleitung zum Registriergerät weitergibt, das seinerseits weiß, welches Element gerade abgefragt wird. Die Verifikation dieser Schaltung auf einer Platine mit einem 4fach Schieberegister und 4 Sample and Hold Elementen ist in Schaltbild 12 und der Verdrahtungsplan in Schaltbild 13 angegeben.

4.33 Taktgeber

Um dieses genannte Abfragesystem zu steuern, ist ein Taktgeber erforderlich, der, während er alle Sample and Hold Elemente auf Halt stehen läßt, 64 Abfrageimpulse erzeugt, die sowohl an die Schieberegister als auch an das Registriersystem abgegeben werden. Den Beginn der Abfragetaktserie leitet er mit einem zusätzlichen Impuls ein, der dem Schieberegister als erste durchzuschiebende 1 dient. Das gewünschte System wurde aus einem variablen Impulsgenerator aufgebaut, dessen Impulse den Abfragetakt darstellen und die auf einen Integrator weitergegeben werden. Durch Aufintegration steigt die Integratorspannung stufenweise an und zwar umso schneller, je mehr die Taktimpulse verstärkt werden, bis schließlich eine Schwelle erreicht wird und ein Impuls entsteht, der den Integrationskondensator entlädt und selbst als logische 1 für das Schieberegister gilt. Inversion des letztgenannten Spannungsablaufes ergibt den langen Halteimpuls für Sample and Hold Elemente sowie den kurzen negativen Sample-Befehl. Abb. 19 zeigt den zeitlichen Ablauf der Impulse und Schaltbild 14 den elektronischen Aufbau dieses Taktgebers.

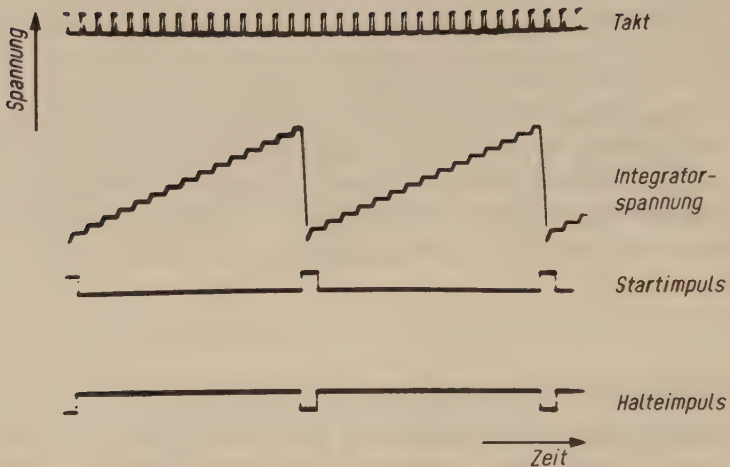


Abb. 19 Impulsfolge des Taktgebers
 a = Abfragetakt, b = Integratorspannung,
 c = Rücksetzimpuls und logische 1, d =
 Halteimpuls für Sample and Hold Elemente

4.34 Oszillographische Darstellung

Um eine große Zahl von Elementen an unterschiedlicher Schirmbildstelle darzustellen, ist auf die Zeitdarstellung in der Horizontalen verzichtet worden und dafür in der Abszisse der Ort im Neuronennetzwerk bzw. die Nummer des dargestellten Elementes aufgetragen. Durch Steuerung der x-Ablenkung mit der Integratorspannung, die in Abb. 19 unter b als Treppenkurve imponiert, wird der Kathodenstrahl stufenweise über den Bildschirm verschoben. Während jeder Stufe zeigt er ein anderes Element, dessen momentaner Spannungswert in y-Richtung dargestellt ist. Wegen der schnellen Taktfolge entsteht für das Auge ein stehendes Bild mit einer Anzahl von schwingenden Punkten, von denen jeder unabhängig vom anderen den Zustand eines Elementes darstellt. Abb. 20 zeigt ein solches Schirmbild von 56 Basalarmembranelementen.



Abb. 20 Simultane Darstellung von 56 Basilarmembranelementen bei Beschallung mit einem Sinuston fester Frequenz

4.35 Rechenmaschinelle Darstellung

In ähnlicher Weise erfolgt die Darstellung mit dem Rechner, in unserem Falle dem LINC 8, einem Digitalrechner mit analogen Ein- und Ausgängen. Nach der von Finkenzeller (1972) entwickelten Methode ist der Taktgeber durch den Rechner ersetzt worden. Per Programm sind dabei Lesen der vom Abfragesystem ausgehenden gemeinsamen Leitung und Taktimpulserzeugung gesteuert, so daß auch hier ein synchroner Funktionsablauf gewährleistet ist. Die bei jedem Abfragezyklus zur Verfügung stehenden Reihen von 64 Zahlen können nach jedem Zyklus weggespeichert werden und somit die zeitliche Veränderung dargestellt werden. Die Ausgabe der Ergebnisse erfolgt entweder auf dem Bildschirm des Rechners oder über einen x y Plotter in Zeilenschreibung, wobei jede Zeile einen Momentanwert aller Elemente darstellt. Im folgenden sind an gegebener Stelle solche Bilder abgedruckt.

4.4 Verschaltungsmechanismen

4.41 Laterale Verschaltung

An die niederohmigen Ausgänge der Elemente lassen sich eine große Zahl von hochohmigen Elementeingängen anschließen, ohne eine Informationsverfälschung durch Überlastung zu er-

halten. So ist es möglich, an einem Ausgang viele Elemente parallel anzukoppeln, die über invertierende und nichtinvertierende Eingänge eine laterale Bahnung und Hemmung ermöglichen. Abb. 21 zeigt die Gesamtansicht der gegenseitigen Verschaltung.



Abb. 21 Gesamtansicht der Verschaltungen der Elemente

Da die Verbindungsleitungen (Nervenfasern) in der Mehrzahl Impulsleitungen darstellen, die zwar nicht mit hohen Frequenzen arbeiten, aber doch gegenseitiges Übersprechen möglich machen, ist durch geerdete Abschirmung der Leitungen für gegenseitige Unabhängigkeit der Bahnen Sorge getragen worden. Dies entspricht dem Prinzip der Natur, die Außenseite der Markscheide mit der Körperflüssigkeit in Berührung zu bringen und damit alle Fasern geerdet abzuschirmen.

4.42 Vorwärts- und Rückwärtsverschaltung

In gleicher Weise wie die laterale Verschaltung läßt sich auch eine bahnende und hemmende Verschaltung einzelner Elemente in Längsrichtung durchführen.

4.43 Kopplung mit Verzögerung

Da die Nervenleitungsgeschwindigkeit endlich und teilweise sogar relativ klein ist, besteht die Möglichkeit, daß die Natur solche "Verzögerungsleitungen" zur Informationsverarbeitung

heranzieht und damit z.B. Autokorrelationsfunktionen durchführt. Um auch im Modell diese Verzögerungsfunktion anwenden zu können, sind probeweise technische Verzögerungsleitungen verwendet worden. Dabei haben sich die unter Verwendung elektronischer Bauelemente von Finkenzeller (1972) entwickelten am besten bewährt, da sie eine kontinuierlich einstellbare, frequenzunabhängige Verzögerung ermöglichen. Diese Verzögerungsleitungen wurden anstelle normaler Verbindungskabel eingesetzt.

5. Ergebnisse

Zur Untersuchung der verschiedenen Informationsverarbeitungsmechanismen wurden unterschiedlich komplexe akustische Reize angeboten und in den verschiedenen Verarbeitungsebenen die zeitlichen Erregungsabläufe und die örtlichen Erregungsverteilungen studiert. Bei der Darstellung soll in gleicher Weise vorgegangen werden.

5.1 Reizgebung

In der Neurophysiologie ist es z.B. mit Mikroelektroden heute möglich, einzelne Teilfunktionen des akustischen Systems bei Beschallung mit einfachen Tönen zu untersuchen. Solche einfachen Töne sind auch hier verwendet worden, um die Vergleichbarkeit des Modells mit der Natur zu testen. Komplexe Töne wurden dann für weiterführende Untersuchungen verwendet. Folgende Tonreizformen haben Verwendung gefunden.

1. Klicks
2. Reine Sinustöne unterschiedlicher Intensität, Frequenz und Dauer
3. Amplitudenmodulierte Sinustöne
4. Frequenzmodulierte Sinustöne
5. Weißes und gefiltertes Rauschen
6. Tonkombinationen
7. Periodische Tonbursts
8. Sprachlaute

Eine übersichtliche Darstellung ist in Abb. 1 gegeben.

5.2 Schwingungsform der Basilarmembran

5.21 Schwingungsform bei einfachem Beschallungsmuster

5.211 Verhalten der Einzelelemente

Die in Querrichtung zum Schneckenkanal auftretende Schwingung der einzelnen Glieder der Tiefpaßfilterkette entspricht der Durchlaßrichtung der Schwingungsenergie aus der Scala vestibuli in die Scala tympani. Das erregungsfrequenzabhängige Maximum dieser Schwingung ist für jedes Element verschieden und stellt seine Resonanzfrequenz dar. In Abb. 22 sind die erzwungenen Antworten dreier verschieden abgestimmter Elemente gezeigt, die während der Anregung durch eine frequenzmodulierte Sinusschwingung auftreten.

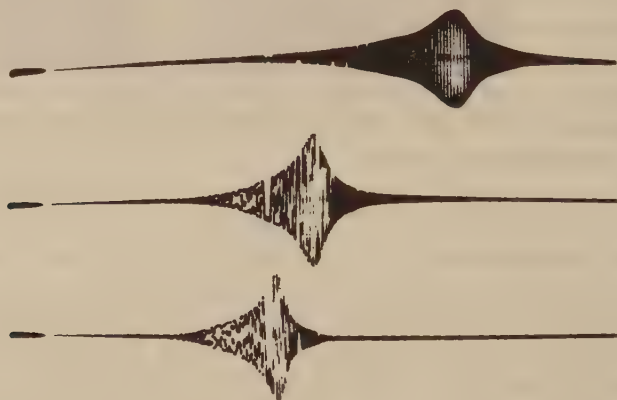


Abb. 22 Erzwungene Schwingung dreier verschieden abgestimmter Elemente bei Anregung mit einer Sinusschwingung, deren Frequenz kontinuierlich von 10 - 10 000 Hz variiert wurde. In der Abszisse steht die Frequenz, in der Ordinate die Amplitude der erzwungenen Schwingung.

Bei einmaligem Anstoß der Kette von Filtern führt jedes Element eine Schwingung aus, die gedämpft wieder abklingt. Diese Dämpfung bestimmt zusammen mit der relativen Auslenkbarkeit die Abstimmstärke des Systems. In Abb. 23 ist der gedämpfte Schwingungsablauf dreier verschiedener Elemente dargestellt,

wobei der Dämpfungsfaktor wesentlich kleiner als $D = \frac{\ln A_0}{\ln A_1} = \frac{1}{2}$ für den aperiodischen Grenzfall ist.

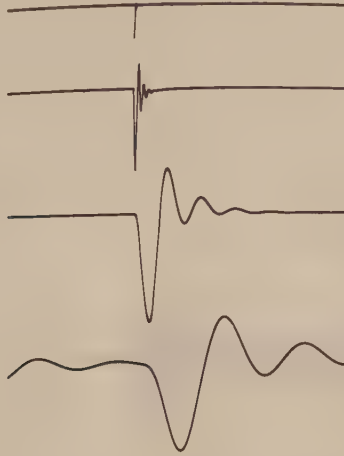


Abb. 23 Gedämpfter Schwingungsablauf dreier verschieden abgestimmter Elemente (Zeile 2 - 4) bei Anregung durch einmalige Auslenkung (Click nach negativ in Zeile 1).

Bei Erhöhung des Dämpfungsfaktors bis in die Nähe des aperiodischen Grenzfalles schwingen die Elemente, wie Abb. 24 nach Flanagan 1972 zeigt, beinahe aperiodisch aus.

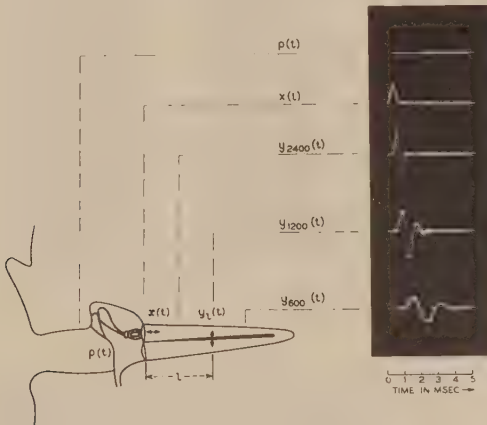


Abb. 24 Schwingungsform verschiedener Basilarmembranelemente. $p(t)$ Trommelfellbewegung, $x(t)$ Stapesauslenkung, $y(t)$ Membranauslenkung. (nach Flanagan 1972)

5.212 Verhalten der Membran als Ganzes in Ortsdarstellung

Die folgende Darstellung des Ortsmusters der Membranauslenkung verzichtet zunächst auf die Zeitkoordinate, um die tonotope Abbildung zu demonstrieren. Es zeigt sich dabei, daß während der Beschallung des Systems mit reinem Sinuston die Membran an charakteristischer, reizfrequenzabhängiger Stelle eine maximale Schwingungsamplitude ausbildet. Abb. 25 zeigt die Umhüllenden solcher Membranschwingungen für 100 Hz oben und 5000 Hz unten.

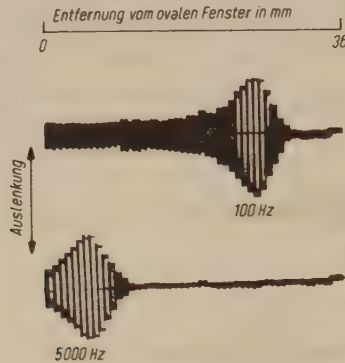


Abb. 25 Umhüllende der Membranauslenkung für 100 Hz oben und 5000 Hz unten

5.213 Membranverhalten in Orts-Zeitdarstellung

Zur Darstellung des zeitlichen Ablaufes der Membranschwingung sind momentane Schwingungsbilder gemäß Abb. 20 in kurzen Zeitabständen mit dem Computer aufgenommen und gespeichert und dann geglättet vom angeschlossenen X-Y-Plotter aufgezeichnet worden. Abb. 26 demonstriert ein solches computergeglättetes Momentanbild.

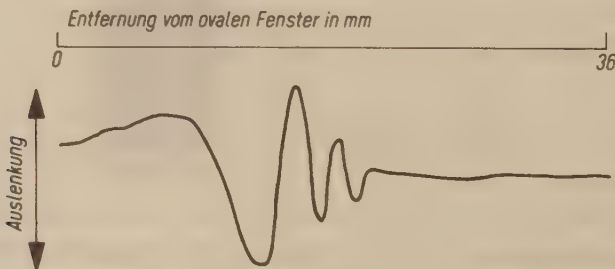


Abb. 26 Geglättetes Momentanbild der schwingenden Membran

Bei einmaliger Auslenkung mittels einer einzigen Sinushalbschwingung entsteht das in Abb. 27 gezeigte Bild einer über die Membran laufenden Welle, die je nach Periodendauer zwar unterschiedlich gedämpft, jedoch ohne Maximum bis zum Ende der Membran durchläuft.

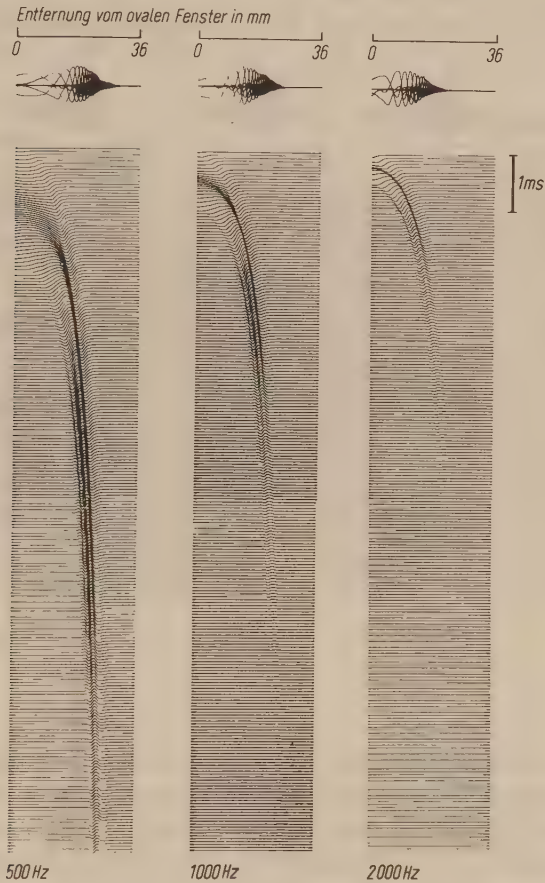


Abb. 27 Umhüllende (oben) und zeitlich aufeinanderfolgende Momentanbilder der Membranschwingung bei Beschallung mit einer einzigen Sinushalbschwingung, deren Periodendauer jeweils einem Sinuston von 500 Hz (links), 1000 Hz (Mitte) und 2000 Hz (rechts) entspricht.

Erst bei Beschallung mit einer Serie von Sinusschwingungen, bei Andauern des Tones also, bildet sich ein frequenzabhängiges Schwingungsmaximum und damit eine tonotope Abbildung aus. Abb. 28 zeigt den Schwingungsablauf für vier verschiedene Schallreizfrequenzen, von links nach rechts 75, 125, 250 und 500 Hz. Deutlich sichtbar ist die Stelle der maximalen Schwingung, die durch neu ankommende Wellen aufrecht erhalten und durch Interferenz nach hinten, d.h. in Richtung Helikotrema begrenzt wird.

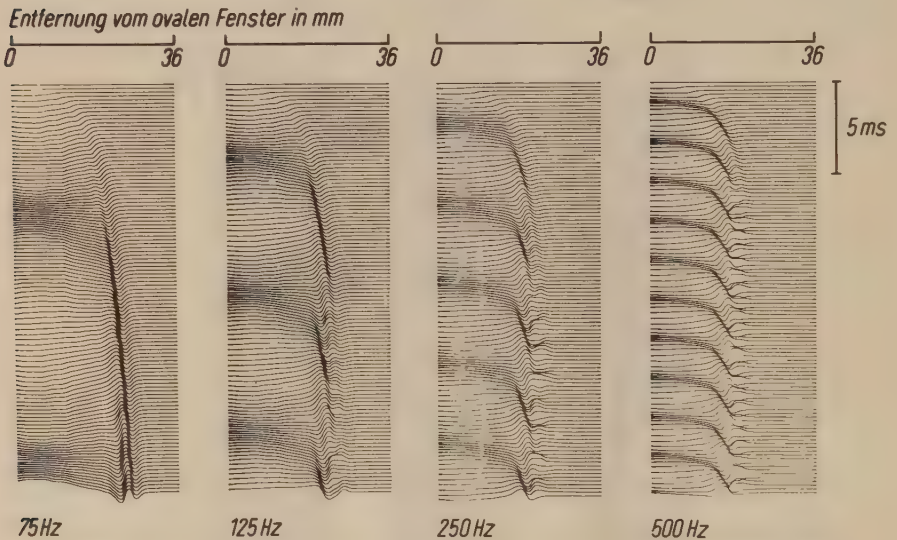


Abb. 28 Schwingungsform der Membran bei Beschallung mit einem Dauersinuston der Frequenz 75 Hz (links außen), 125 Hz, 250 Hz und 500 Hz (rechts außen). Toneinsatz erfolgte zum Zeitpunkt 0 der Zeilenschreibung. Zeilenabstand beträgt 200 Mikrosekunden.

5.22 Membranverhalten bei Beschallung mit komplexen Tönen

Bei dem gezeigten relativ breiten Maximum der Membranauslenkung ist die Frage nach der Diskriminierbarkeit zusammengesetzter Schalle von großem Interesse. Aus diesem Grund ist im nächsten Experiment ein sich um eine Quinte unterscheidender Doppelton angeboten worden. Abb. 29 zeigt das Ergebnis.

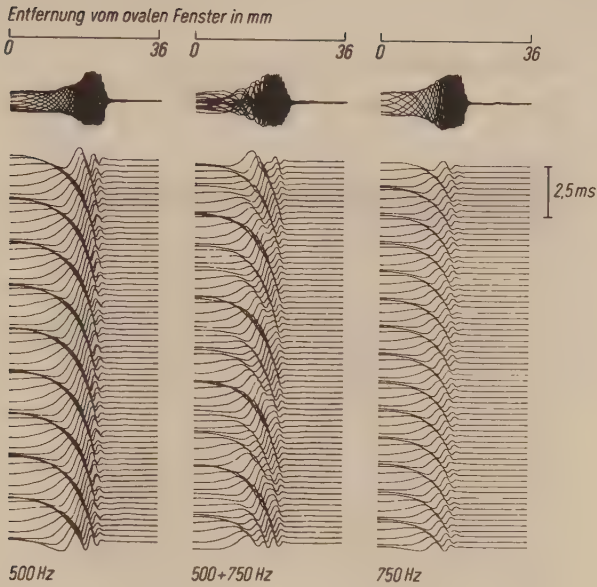


Abb. 29 Umhüllende (oben) und Schwingungsabläufe (unten) der Membranauslenkung bei Beschallung mit reinen Sinustönen von 500 Hz (links) und 750 Hz (rechts) sowie bei Kombination beider (Mitte). Beginn der Aufzeichnung fällt nicht mit dem Tonbeginn zusammen.

Nur an der Periodik der Wellen lassen sich im Bild die einzelnen Frequenzen und insbesondere ihre Kombinationen unterscheiden.

Wie erwartet, erzeugt weißes Rauschen im nächsten Versuch eine statistische Folge einzelner Wellen, die je nach Periodendauer mehr oder weniger tief in die Schnecke hineinlaufen. Abb. 30 illustriert dazu die Schwingungsform der Basilarmembran in Übereinanderprojektion der Momentanbilder oben und ihrer zeitlichen Folge unten.

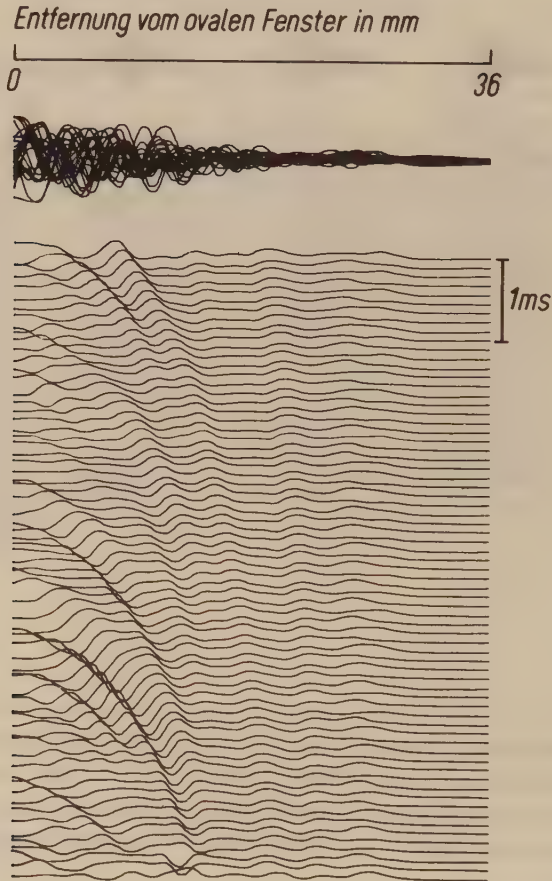


Abb. 30 Schwingungsform der Basilarmembran bei Beschallung mit Rauschen. Übereinanderprojektion der Momentanbilder oben, ihre zeitliche Aufeinanderfolge unten. Zeilenabstand 100 μ s.

5.23 Membranverhalten bei Beschallung mit Sprachlauten

Von besonderem Interesse sind verständlicherweise Schwingungsbilder bei Beschallung mit Sprachlauten. Zur Demonstration entsprechender Verhältnisse wurde das Wort "Information" gewählt. Abb. 31 stellt den Schwingungsablauf der Membran bei Beschallung mit den gesprochenen genannten Testwort dar.

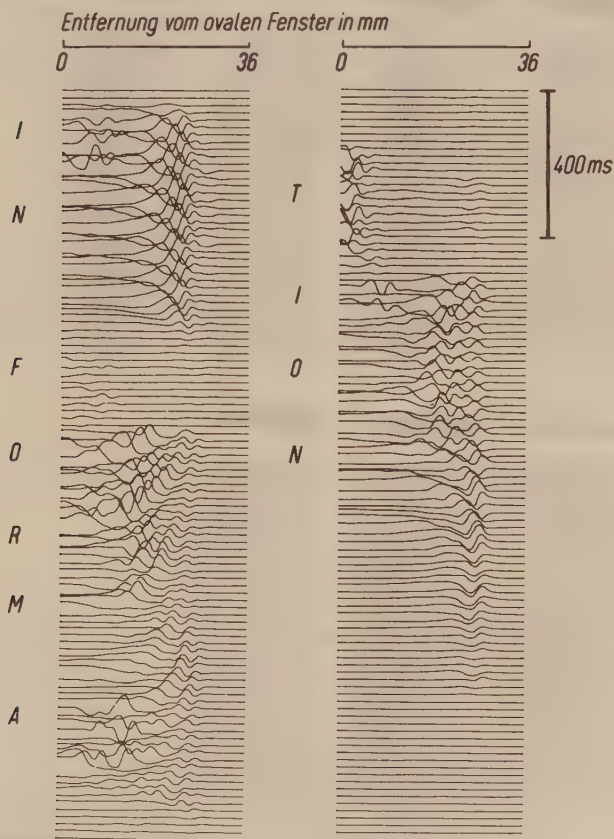


Abb. 31 Schwingungsablauf der Membran bei Beschallung mit dem Testwort "Information". Die entsprechende Buchstabenfolge ist jeweils links neben der aktuellen Schwingung der Membran gekennzeichnet. Der Zeilenabstand beträgt 20 ms, die Wortlänge 3,8 s und die Gesamtdauer der Registrierung 4,2 s.

Der in Abb. 31 gewählte Zeilenabstand von 20 ms erlaubt zwar eine gute Übersichtsdarstellung, nicht aber die Untersuchung einzelner Wellenabläufe, weshalb in Abb. 32 eine feinere Zeitauflösung, nämlich 150 μ s pro Zeilenabstand, gewählt wurde.

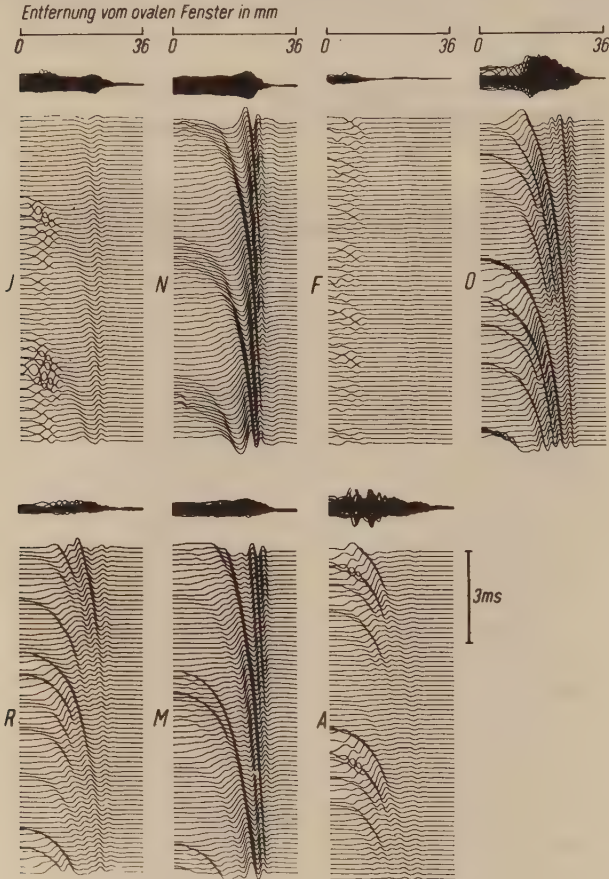


Abb. 32 Schwingungsabläufe der Membran während Besprechung mit den jeweils links angegebenen Buchstaben J, N, F, O, R, M, A als Ausschnittbilder aus Abb. 31 mit feinerer Zeitauflösung. Zeilenabstand beträgt 150 μ s. Die entsprechende Übereinanderprojektion der Momentanbilder ist jeweils über den einzelnen Spalten angegeben.

5.3 Rezeptorfunktion

5.31 Rezeptorpotential

Gleichgerichtete Sinuswellen werden im Rezeptor (Sinneshaarzellen) zu einem Rezeptorpotential aufsummiert. Ein Leckwiderstand am Integrationskondensator begrenzt das Potential so, daß ein in Abb. 33 linke Hälfte gezeigter exponentieller Anstieg und Abfall resultiert. Zusätzlich bewirkt die Adaptation eine im Laufe der Zeit einsetzende Erregungsverminderung, so daß schließlich das in Abb. 33 rechte Hälfte dargestellte Bild entsteht.

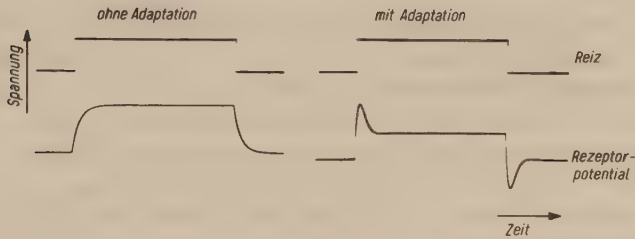


Abb. 33 Rezeptorpotential ohne (links unten) und mit Adaptation (rechts unten) als Antwort auf oben dargestellten Reiz.

Dabei bewirkt exponentieller Abfall zusätzlich eine mit abnehmender Reizfrequenz phasengekoppelt auftretende Potentialschwankung, wie sie in Abb. 34 illustriert ist.

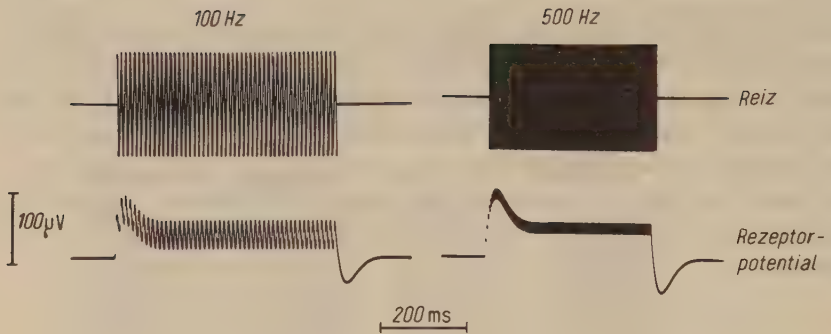


Abb. 34 Phasengekoppeltes, mit der Reizfrequenz schwankendes Rezeptorpotential (unten), links für tiefe und rechts für hohe Reizfrequenzen.

5.32 Generation von Nervenaktionspotentialen (NAP)

Dieses gezeigte Rezeptorpotential am Eingang des Pulsfrequenzmodulators führt über eine erneute Integration zu der in Abb. 35 unten dargestellten NAP-Folge.

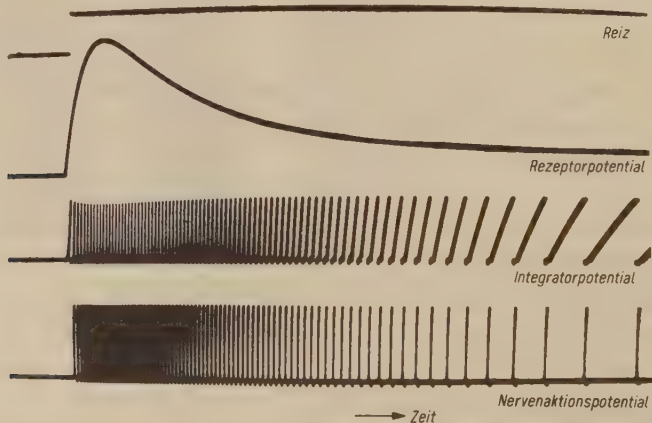


Abb. 35 Nervenaktionspotentialfolge (unten), deren Frequenz über das Integratorpotential dem reizbedingten Rezeptorpotential proportional ist.

Besitzt der Pulsfrequenzmodulator einen idealen Integrator, was am geradlinigen Anstieg der Integratorspannung in Abb. 36 mittlere Kurve ersichtlich ist, dann besteht ein linearer Zusammenhang zwischen der Pulsfrequenz, untere Kurve im Bild, und dem Rezeptorpotential oben.



Abb. 36 Lineare Modulation des Rezeptorpotentials (oben) in einer Nervenaktionspotentialfolge (unten) über einen idealen Integrator mit geradlinig ansteigender Integratorspannung (Mitte). In der Abszisse steht die Zeit, in der Ordinate die Spannung.

Arbeitet der Pulsfrequenzmodulator infolge eines undichten Integrationskondensators nichtlinear, entsteht das in Abb. 37 gezeigte Bild.

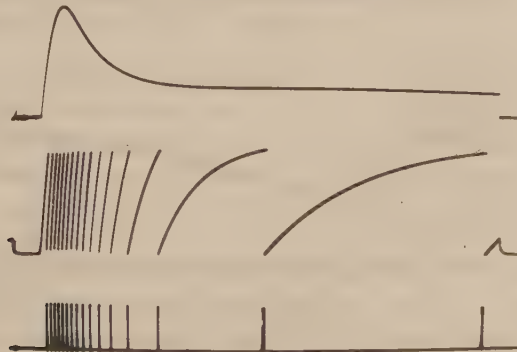


Abb. 37 Nichtlineare, exponentiell komprimierte Pulsfrequenzmodulation. Anordnung wie in Abb. 36.

5.4 Aktivität nachgeschalteter Ganglienzellen

Vom Rezeptor ausgehende NAP werden an den Synapsen nächsthöherer Ganglienzellen zum subsynaptischen Membranpotential aufsummiert, welches als EPSP (excitatory postsynaptic potential) selbst die Generation neuer NAP an der Wurzel des Axons bewirkt. Erzeugen diese eine Unterdrückung der NAP, so nennt man das entsprechende Membranpotential IPSP (inhibitory postsynaptic potential). Das IPSP ist dem EPSP in der Polarität entgegengesetzt. Abb. 38 zeigt eine Serie von einander abhängiger Potentialformen.

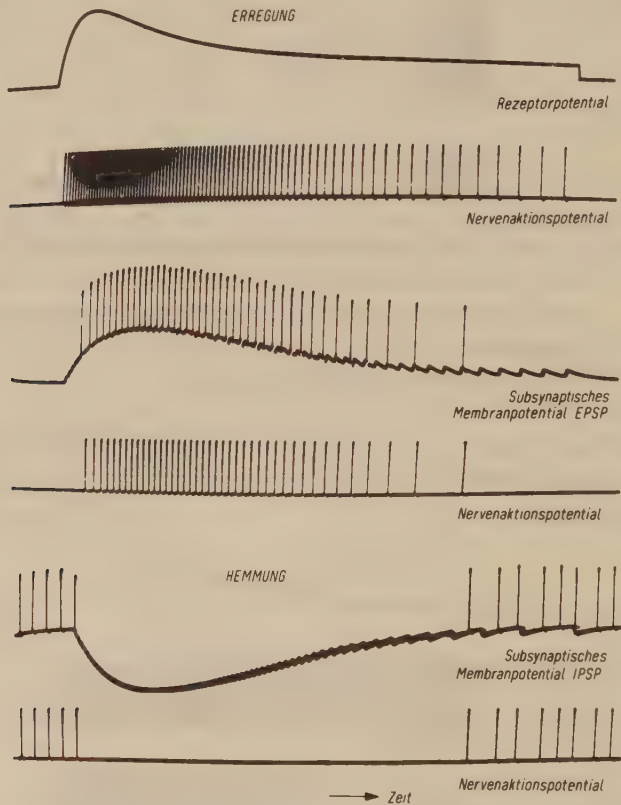


Abb. 38 Rezeptorpotential (Zeile 1), das zur Generation von NAP (Zeile 2) führt. Diese werden zum EPSP (Zeile 3) des nächsten Neurons aufsummiert und führen zu fortgeleiteten NAP (Zeile 4). Im Falle der Hemmung führen die präsynaptischen NAP zu einem IPSP (Zeile 5), wodurch eine etwa vorhandene Spontanaktivität (Zeile 6) unterdrückt wird.

5.5 Einfluß von Verschaltungsmechanismen

5.51 Laterale Hemmung

Frequenzantwortkurven, wie sie in Abb. 39 dargestellt sind, wurden durch Beschallung mit frequenzmodulierten Tönen erhalten. Lateral hemmende Verschaltung bewirkt dabei eine Versteilung der Frequenzantwortkurven im Sinne einer Kontrastanhebung.

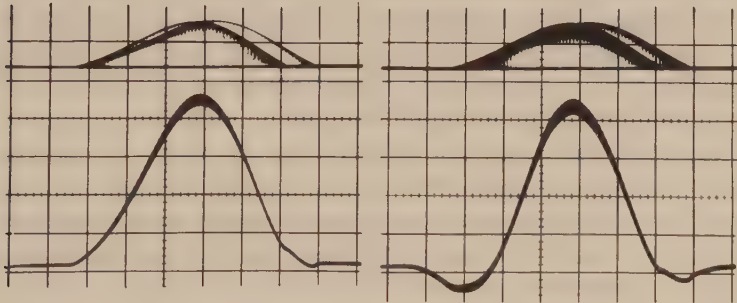


Abb. 39 Frequenzantwortkurven am Eingang des Rezeptors (Zeile 1), im nachgeschalteten Neuron ohne laterale Hemmung (links Zeile 2) und mit lateraler Hemmung (Zeile 2 rechts).

5.52 Laterale Verschaltung mit Verzögerung

Durch eine elektronische Verzögerungsleitung nach Finkenzeller (1971) zwischen den Rezeptorzellen ist es möglich, die Phase des Rezeptorpotentials so zu drehen, daß die Summation der Potentiale zu einer Erhöhung der Maxima in den Frequenzantwortkurven führt. Dieser von Ranke (1960) und Keidel (1970) geforderte Mechanismus ist in seiner Auswirkung in Abb. 40 dargestellt. Allerdings konnte hier unter Ausnützung der Phasendrehung der Membran der gleiche Effekt ohne Verzögerungsleitung erzielt werden. Es war nur nötig, von einem Schwingungsmaximum ausgehend den Abstand des zuaddierten Potentials geeignet zu wählen.

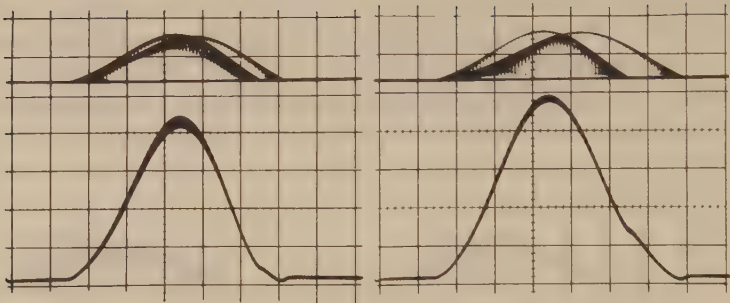


Abb. 40 Frequenzantwortkurven am Eingang des Rezeptors (Zeile 1), Frequenzabhängigkeit des Rezeptorpotentials ohne phasengerechte (Zeile 2) und mit phasengerechter Summation eines Nachbarpotentials (Zeile 2 rechts).

5.53 Vorwärts- und Rückwärtsverschaltung

In ähnlicher Weise erzeugen Hemmung in ortho- und antidromer Erregungsausbreitungsrichtung Veränderungen im Sinne von Adaptation eine Versteilung des Erregungsbeginnes und des Endes. Die dabei entstehenden Erregungsabläufe entsprechen den unter Abb. 33 gezeigten Bildern mit Adaptation.

6. Diskussion der Ergebnisse

6.1 Basilarmembran

6.11 Dämpfung, relative Auslenkbarkeit und Energieübertragung

Unter Zugrundelegung Tonndorfs (1957) Konzept der Basilarmembran als Tiefpaßfilter ist es verständlich, daß die Schwingungsenergie umso besser in Schneckenlängsrichtung übertragen wird, je geringer die Membran ausgelenkt wird. Je höher dagegen die Schwingungsamplitude ist, umso mehr Energie wird in die Scala tympani übertragen und damit die Längswelle zum Erlöschen gebracht. Eine finale Betrachtungsweise fordert deshalb eine möglichst unbewegliche Membran, um insbesondere für tiefe

Schallfrequenzen einen möglichst großen Energieanteil in Richtung Helicotrema zu transportieren. Es ist deshalb zunächst zu erwarten, daß die Dämpfung möglichst hoch ist und zwar am ovalen Fenster höher als am Helicotrema. Veränderungen des Dämpfungsfaktors der elektronischen Basilarmembran zeigten jedoch die an sich triviale Tatsache, daß mit zunehmender Dämpfung des ersten Gliedes die Schwingungsamplitude eines tiefen Tones abnahm. Wurde dagegen die relative Auslenkbarkeit der ersten Glieder vermindert, was dort zu Amplitudenverkleinerung führte, so nahm die maximale Auslenkung niederfrequenter Glieder zu. Solche Manipulationen ließen sich an der künstlichen Membran leicht durchführen, da jedes Element aus einem in Längsrichtung durchlassenden und einem senkrecht dazu schwingenden Teil, der aus dem anderen gespeist wird, aufgebaut ist. Dieser Befund paßt sehr gut zu den von v. Békésy (1960) gemessenen kleinen Amplitudenmaxima am ovalen Fenster und den großen am Helicotrema. Diese relative Auslenkbarkeit ist von der Eigenfrequenz zu unterscheiden und abhängig von der Kompressibilität der umgebenden Flüssigkeit, welche bei den im Angströmbereich liegenden Schwingungsamplituden sehr wohl eine wichtige Rolle spielt.

6.12 Wellengeschwindigkeit

Nach Ranke (1950) spielt die Dispersion, die Abhängigkeit der Wellengeschwindigkeit von der Frequenz, für die Frequenzabbildung auf der Basilarmembran eine wichtige Rolle. Es war deshalb zu erwarten, daß auch singuläre Druckwellen unterschiedlich schnell über die Membran laufen. In der Tat läuft, wie in Abb. 27 dargestellt, ein sinushalbwellenförmiger Druckstoß am Anfang schnell und gegen das Helicotrema zu immer langsamer über die Basilarmembran, allerdings unabhängig von der Periodendauer des Druckstoßes. Einzig und allein die Dämpfung ist für die einzelnen Druckstöße verschieden, so daß die langsamen, d.h. niederfrequenten, wesentlich später abgedämpft werden als die hohen. Dieser Befund stimmt sehr gut mit der Tatsache überein, daß einzelne Sinushalbwellen keinen Tonhöhereindruck erzeugen.

Allerdings kommen im natürlichen Ohr, wie Messungen von Johnstone et al. 1967, Rhode et al. 1970 und Rhode 1971 mit Hilfe des Mössbauer-Effektes zeigen konnten, einfache Sinushalbwellen nicht vor. Die Mechanik des Mittelohres, die schon Helmholtz 1868 bekannt war, erzeugt immer gedämpfte Sinusschwingungen. Diese genannten Messungen sind im Prinzip an jedem Modell der Basilarmembran möglich. Eine große Zahl von Autoren konnte dies bisher zeigen: v. Békésy 1942, 1948, 1963, Fletcher 1951, Distel 1954, Kietz 1957, Oettinger et al. 1961, Siebert 1962, Khanna 1968, Breuing 1969 und Rinsdorf et al. 1971.

6.13 Tonotope Frequenzabbildung

Schon Helmholtz 1863 und Weber 1851 war die Einortstheorie der Frequenzabbildung bekannt und eine Vielzahl von Autoren hat dies bestätigt. Neben v. Békésy 1942 und Ranke 1931 waren es in der Vergangenheit besonders Wever et al. 1940, 1952, Zwislocke 1948 und Tonndorf 1957. Trotzdem erhält man eine Amplitudenüberhöhung erst im eingeschwungenen Zustand der Membran, wie in Abb. 41 gezeigt wird.



Abb. 41 Schwingungsform der Basilarmembran bei Beschallung mit Sinustönen der angegebenen Frequenz. Der Toneinsatz fällt mit dem Beginn der Registrierung zusammen. Die erste Druckwelle läuft weiter in die Schnecke hinein als die nachfolgenden.

Interessanterweise erfolgt der Toneinsatz mit einer ganz durchlaufenden ersten Welle, rechts in Abb. 41 gut zu erkennen.

6.14 Periodentonhöhe und Residue-Phänomen

Erfolgt der Toneinsatz periodisch, so hört man nicht mehr die Tonfrequenz, sondern die Tonhöhe der Periode. Dies ändert sich auch nicht bei Veränderung oder Weglassen der ursprünglichen Frequenz. Dieses Phänomen, auch Residue genannt, ist seit Seebeck 1841, 1843 und 1844 bekannt und von vielen Forschern untersucht worden: Fletcher 1934, Huggins et al. 1951, Flanagan et al. 1960, Schouten et al. 1962, 1970, v. Békésy 1963, Plomp 1964 u.a. Die gezeigte, bei jedem Toneinsatz ausgelöste ganz durchlaufende erste Welle muß als tiefste Schwingung dafür zur Verantwortung gezogen werden. Geklärt ist dabei keineswegs, ob das Ohr prinzipiell das tiefste Maximum als Tonhöhe wahrnimmt, ob sich überhaupt ein neues Schwingungsmaximum aus den jeweiligen ersten Wellen ausbildet oder ob reine neurale Verarbeitungsmechanismen wie die Analyse der Periodendauer zwischen den Schwingungsbäuchen eine Rolle spielen.

6.15 Erkennung von Doppeltönen

Jedoch scheint es nicht so zu sein, daß das Ohr immer die tiefste eingeschwungene Frequenz als Tonhöhe wahrnimmt, denn dann dürften Doppeltöne nicht gehört werden, wie das nach Zwicker 1960, Thurlow et al. 1955, 1957 in hohem Maße möglich ist. Der minimale Abstand beträgt nach Plomp 1965 weniger als 5%, wobei 100% eine Oktave darstellen. Inwieweit hierbei die Ortsdiskriminierung eine Rolle spielt, wie sie z.B. Tonndorf 1958, 1959, 1960a, b und c, 1962, 1969 fordert, ist nicht restlos geklärt. Die in Abb. 29 dargestellten Meßergebnisse zeigen jedenfalls kein deutliches Hervortreten zweier Schwingungsmaxima bei Beschallung mit Doppeltönen von einer Quinte Abstand, so daß sich in den gezeigten Bildern die tatsächlichen Tonhöhen nur an der Periodik der hineinlaufenden Wellen erkennen lassen. Würde dasselbe auch für den akustischen Apparat gelten, müßte dieser einen Zeitanalysator besitzen, wie dies et-

wa für die Richtungswahrnehmung durch Untersuchungsergebnisse von Matzker 1958, Keidel et al. 1960, Wigand 1960, 1962 bestätigt worden ist. Dazu wären entweder Zeitgeberzellen nach Bornschein 1962, Keidel 1967, David et al. 1968 in der Lage oder neurale Laufzeitketten bzw. Autokorrelationsmechanismen z.B. nach Licklider 1959.

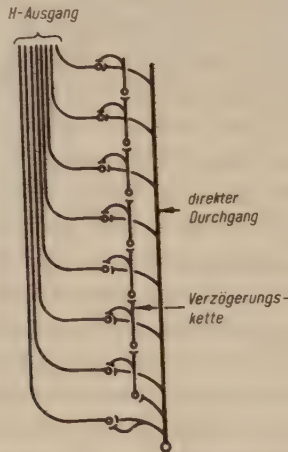


Abb. 42 Schema einer neuronalen Laufzeitkette zur Erzeugung von Autokorrelationsfunktionen.

6.16 Sprachwahrnehmung

In noch viel höherem Maße drängt sich die Frage nach den Analysemechanismen bei der Sprachwahrnehmung auf. Bei der Sprache werden nämlich nur in geringem Umfang eingeschwungene Schwingungsmaxima erzeugt. Meist laufen dabei nur singuläre Wellen über die Membran, die entweder den Bildern bei Beschallung mit Rauschen, Abb. 30, entsprechen oder den bei Angebot einzelner Druckschwankungen, Abb. 27, gleichen. Chistovich 1955, 1962, Kozhevnikov et al. 1968, Venzov et al. 1972, Flanagan 1972 und unzählige andere haben die Zusammensetzung der Sprache studiert. Die Grundeinheiten stellen dabei die Phoneme dar, die etwa einzelnen Silben entsprechend konstant immer wiederkehren. Sie sind zusammengesetzt aus Episoden gleichbleibender Frequenz (Formanten)-Kombinationen, zwischen die frequenzmodulierte Abschnitte (Transienten) geschaltet werden.

Insbesondere gilt das für die Umgebung der Plosivlaute wie P, T, K, G usw. Die technische Darstellung, etwa bei Baumann 1954, Ferrero 1969 oder Bolt et al. 1970, erfolgt entsprechend der Resonanztheorie nach Helmholtz 1863 mit parallel angeordneten abgestimmten Filtern. Durch serielle Filter, Mundie 1970, Zwicker 1967, 1970, Flanagan 1972, entstehen Bilder, die der Natur sehr ähnlich sind. In Abb. 31 und Abb. 32 sind dazu Schwingungsbilder der künstlichen Membran für das Wort "Information" und einzelne Buchstaben dargestellt. Um demnach Sprache zu erkennen, ist sowohl Zeit- als auch Ortsdiskriminierung nötig. In entsprechenden technischen Systemen zur Spracherkennung, z.B. bei Zwicker 1967, Terhardt 1966 und Anke et al. 1968, findet dieses Prinzip Verwendung.

6.17 Zeit-Ortsmusterdiskriminierung

Betrachtet man die akustischen Leitungsbahnen (Licklider 1959) als Laufzeitketten, so lassen sich leicht Neuronen konstruieren, die sowohl Orts- als auch Zeitmuster erkennen können.

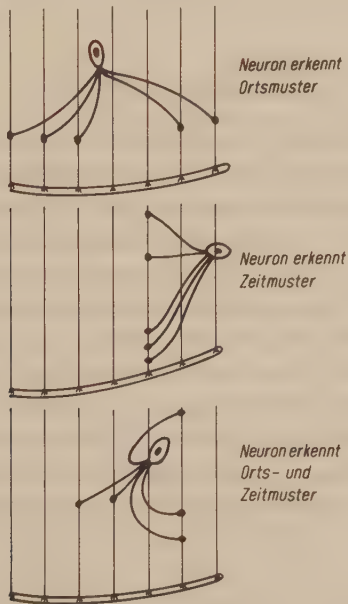


Abb. 43 Drei Möglichkeiten synaptischer Verbindungen von Neuronen mit den von der Basilarmembran ausgehenden Bahnen des akustischen Sinneskanals zur Orts-, Zeit- und Ortszeitmusterdiskriminierung.

Solcherart mit der Hörbahn verschaltete Neurone können frequenzmodulierte Töne "erkennen", wenn ihre synaptischen Verbindungen schräg durch die Hörbahn laufen. Ihre maximale Erregung erfolgt dann nur, wenn eine passende Frequenzmodulation des angebotenen Tones durchgeführt wird. Der Vergleich mit neurophysiologischen Meßergebnissen einzelner Ganglienzellen der Katze zeigt ein ähnliches Verhalten in der Natur. Bietet man einer Katze, nach David et al. 1971, einen frequenzmodulierten Ton an, so gibt es Zellen im akustischen Sinneskanal, die nur auf ganz bestimmte Änderungsgeschwindigkeiten der dargebotenen Tonfrequenz mit Aktivitätssteigerung antworten. Inwieweit tatsächlich in der Hörbahn solche Zelltypen vorhanden sind, läßt sich nicht definitiv sagen. Die Möglichkeit Spekulationen darüber anzustellen, ob solche Zellen von Geburt an vorhanden sind oder erst im Zuge eines akustischen Lernprozesses gebildet werden, ist nicht von der Hand zu weisen, umso weniger, als die Erfahrung lehrt, daß eine Fremdsprache nur im Kindesalter akzentfrei erlernt werden kann.

6.2 Rezeptor

6.21 Entstehung des Rezeptorpotentials

Die der Membranbewegung proportionalen Erregungsmechanismen erzeugen ein reizfrequenzsynchrones Potential, welches gleichgerichtet und aufsummiert wird. Auf welche Weise diese Gleichrichtung erfolgt, ist weitgehend ungeklärt. Seit Ranke 1955 kennt man die Möglichkeit, daß durch phasengerechte Aufsummierung der Erregung von Nachbarelementen schon auf dieser Ebene eine Versteilung der Frequenzantwortkurven gemäß Abb. 40 erfolgt. Unbekannt ist jedoch, ob das nur gleichgerichtete Potential oder das schon aufintegrierte Rezeptorpotential lateral verschaltet wird. Im letzteren Falle muß die Phasenbeziehung zum Reiz erhalten bleiben, was, wie in Abb. 34 gezeigt, ohne weiteres durch Undichtigkeiten im Integrator möglich ist.

6.22 Phasenbeziehung zum Reiz: Volley-Theorie

Diese Phasenbeziehung zum Reiz ist bekanntlich nach Rose et al. 1967 mindestens in den unteren Teilen der Hörbahn erhalten, zeigt jedoch eine Untersetzung in höheren Frequenzen ab 500 Hz nach Teas 1962.

6.23 Mikrophon- und Summenpotentiale

Eine andere Erklärung für die Konstanz der Phasenbeziehung zum Reiz geben Davis 1957, 1958, 1965 und andere, indem sie dem bei anderen Autoren als Nebenprodukt bezeichneten Mikrophonpotential phasenerhaltende Aufgaben zuschreiben. Ähnliches wird auch vom Summenaktionspotential des Nerven gefordert. Dieses Summenaktionspotential, das zusammen mit dem Mikrophonpotential seit Wever 1930 und Adrian 1931 bekannt ist, wurde seitdem in vielfältiger Weise getestet, z.B. Tasaki 1952, oder im Computermodell nachgebaut, Cole 1955. Daß dieses Rezeptorpotential dem subsynaptischen Membranpotential, Eccles 1964, 1957, entspricht, liegt auf der Hand.

6.24 Adaptation, Habituation, Gewöhnung, Ermüdung

Aus vielen Arbeiten, z.B. Keidel 1956, 1958, Theissing 1962, Stange et al. 1964, ist jedoch bekannt, daß aufgrund der zellinternen Chemismen ein Adaptationsmechanismus, Keidel 1961, vorhanden sein muß, der streng von anderen erregungsvermindernden Mechanismen wie Fatigue (Elliott 1970), Masking (Jeffress 1970) oder Gewöhnung und Habituation zu trennen ist. Während die Adaptation den Empfindlichkeitsbereich des Rezeptors einstellt und lokal beschränkt ist, verdeckt das Masking Nachbargebiete starker Erregung auf der Basilarmembran und stellt Fatigue eine Ermüdung dar. Habituation und Gewöhnung sind eine sehr komplexe Verhaltensweise des gesamten neuronalen Systems. Inwieweit Adaptation auch von efferenten Fasern bewirkt wird (Rasmussen 1953, 1955, Pfalz 1962, Spoendlin 1968), muß noch gezeigt werden. Auch hier wird an anderer Stelle (Bergejk 1961, Furmann 1964) mit Modellen gearbeitet.

6.25 NAP-Generation

Hodkin et al. 1952 haben ein Gleichungssystem entwickelt, das die Generation der NAP beschreibt. Die analogrechentechnische Programmierung dieses Systems ist problematisch und nicht mit einfachen Mitteln zu lösen. Unter Beibehaltung des Prinzips (Fitzhugh 1955, 1960) ist ein vereinfachter Mechanismus angewendet worden, der, wie auf S. 29 unter Pulsfrequenzmodulation beschrieben, NAP mit dreieckförmigem Verlauf generiert (siehe Abb. 35-38). Sowohl für den Rezeptor als auch das Neuron ist dieser Mechanismus angewendet worden.

6.26 log Reiz-Erregungsbeziehung

Durch teilweise Überbrückung des Integrationskondensators bei der Pulsfrequenzmodulation entsteht, wie in Abb. 37 gezeigt, ein exponentieller Integratoranstieg, aus dem log Reiz-Erregungsbeziehungen resultieren. Dies entspricht dem Verhalten der Sinneszellen und ist leicht mit Undichtigkeiten integrierender Membranen zu begründen.

6.3 Funktion des Neurons

6.31 EPSP

Entsprechend dem Rezeptorpotential entsteht das EPSP durch Integration und teilweises Leck an der Membran der Ganglienzelle als Negativierung der Zellaußenseite. Die in Abb. 38 gezeigte Form entspricht der natürlichen Form (Scentagothai 1955, Tasaki 1955, Grundfest 1959, Harmon 1961, Hodkin 1952).

6.32 IPSP

Die Hemmung erscheint als Hyperpolarisation und Positivierung (Vieth 1971) und stellt einen ganz allgemeinen Mechanismus (Küpfmüller 1961, Jenik 1966) im Nervensystem dar. Auch hier entsprechen die in Abb. 38 gezeigten Bilder den mit Mikroelektroden registrierten (Butler 1964) Verlaufsformen.

6.33 Untersetzerverhalten

Nach Keidel 1966 wird jede präsynaptische Impulsfolge in eine postsynaptische umgesetzt, deren NAP-Dichte wesentlich geringer ist als die des Eingangs. Dies ist nötig, um bei der lateralen Summation einen noch genügenden dynamischen Bereich zu erhalten. Ungeklärt ist allerdings noch immer, ob bei der Auslösung eines NAP das gesamte Membranpotential der Zelle entladen wird oder ob nur ein Teil, etwa der um den Axonhügel, eine Depolarisation durchmacht. Letztere Form ist wahrscheinlicher und wurde hier vorausgesetzt. Somit besteht ein solches Neuron, wie auf S. 30 dargestellt, aus einem undichten, dem Membranpotential des Zellkörpers entsprechenden Integrator und einem zweiten NAP auslösenden. Da in beiden die Phase des Eingangs teilweise erhalten bleibt, ist ein festes Untersetzerverhalten der unteren Ganglienzellen auch im Modell gegeben. Dies ist allerdings nur erkennbar, wenn die Zahl der präsynaptischen Fasern gering, am besten 1 ist.

6.4 Problematik der nervösen Verschaltung

Wie weiter oben unter 6.17 schon angedeutet, geschieht ein großer Teil der Informationsverarbeitung durch geeignete nervöse Verschaltung. Die hier zugrunde liegenden histologischen Bilder (Abb. 8) der Anschirrung stammen von Spoendlin 1968 und entsprechen denen von Engström 1960 und Furmann 1964.

6.41 Kontraststeigerung

Durch laterale Hemmungsmechanismen läßt sich leicht eine Kontrasterhöhung erzeugen, die lokal in Erscheinung tritt. Temporal geschieht durch die Adaptation das gleiche.

6.42 Erhöhung der Übertragungskapazität

Eine viel höhere Zahl von verschiedenen Frequenzen läßt sich durch eine geringe Zahl von Fasern im Modell übertragen. Dies geschieht dadurch, daß die laterale Verschaltung wie ein technisches Widerstandsnetzwerk wirkt und aus mehreren Fasern den Schwerpunkt der Erregung bestimmt.

6.43 Übertragungssicherheit

Dieser Mechanismus gewährleistet auch eine größere Sicherheit gegenüber Ausfall einzelner Fasern, die jede nur zu geringem Anteil an der Schwerpunktsbildung beteiligt sind.

6.44 Stabilität des Systems

Ebenfalls ist durch die laterale Verschaltung die Stabilität des Systems verbessert. Jedes aus der Reihe fallende Element wird von seinen Nachbarn am Überschießen gehindert. In der Computertechnik entspricht dies dem Prinzip des Glättens (Finckenzeller 1972).

6.45 Beziehung zum gesamten ZNS

Bechtereva 1971 und Bundzen 1969 konnten zeigen, daß die Beziehung der einzelnen Ganglienzellen untereinander zu stark ist, daß praktisch die Funktion eines jeden vom Gesamtzustand abhängig ist. Jede psychische Veränderung jedes Durchgangssyndroms (Wieck et al. 1963) hat auf die Funktion einzelner Elemente starken Einfluß. Hier stößt man wegen der Komplexität des ZNS und der weitgehend unbekannten zentralen Funktionsmechanismen an die Grenze der Modellierbarkeit. Dieser wegen seiner Komplexität nicht meßbare Einfluß wird zum Teil als Statistik in die Modellierung eingeführt (ten Hoopen 1963, Gerstein 1964, Verveen 1965, Stahl 1967, Walløe 1969) und die Komplexität mathematisch in Form homologer Netzwerke (v. Seelen 1967, Marko 1969, Rasemann 1970) dargestellt. In diesem Punkt unterscheidet sich das gezeigte Modell nicht von den anderen auf diesem Gebiet existierenden (Quietsch 1953, Flanagan 1960, Oettinger 1961, Zwicker 1962, 1963, Engebertson 1968, Weiss 1968, Kij et al. 1969, Pozin 1970, Eckmiller 1971).

Obwohl das menschliche Gehirn wohl niemals sich selbst wird vollständig verstehen können, ist die wissenschaftliche Forschung verpflichtet, so viel als möglich unserem Verständnis zuzuführen. Damit wird auch die Forschung an Modellen zu einem sinnvollen Unterfangen.

Legenden der Schaltbilder

Schaltbild	1	Basilarmembranelement RMD 02
	2	Verdrahtungsplan von RMD 02
	3	Gleichrichter REC 1
	4	Verdrahtungsplan REC 1
	5	Analogcomputermodell der Sinneszelle
	6	Rezeptor
	7	A-D-Wandler als Pulsfrequenzmodulator
	8	Verdrahtungsplan des Rezeptors E 914
	9	Neuron (Zellkörper)
	10	Verdrahtungsplan des Neurons
	11	Sample and Hold Element SAM 3
	12	Verschaltung der SAM 3 Elemente
	13	Verdrahtungsplan der Abfrageelemente
	14	Taktgeber für die Abfrage

Zusammenfassung

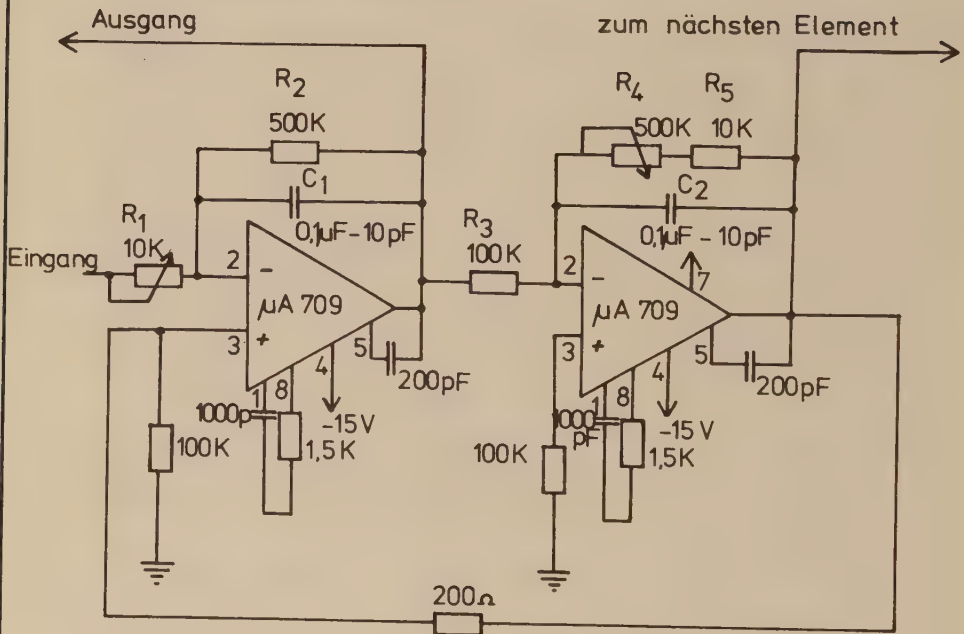
Nicht alle Fähigkeiten des menschlichen Ohres lassen sich, wegen der Unzulänglichkeit physiologischer Meßmethoden und der Komplexität seines Aufbaues heute schon naturwissenschaftlich erklären. Mit geeigneten Modellen ist es jedoch oft möglich, Aufschluß über Funktionsmechanismen komplizierter Systeme zu erhalten, deren Einzelelemente bekannten Gesetzmäßigkeiten gehorchen. Aus diesem Grunde ist hier der Versuch unternommen worden, mit Hilfe eines elektronischen Analogmodelles das Ohr und seinen nachgeschalteten zentralnervösen Verarbeitungsapparat weiter aufzuklären. Der Aufbau des Modells geschah unter Berücksichtigung bisher bekannter Funktionsmechanismen des Innenohres und einzelner Neuronen, die nach den aus der Histologie bekannten Prinzipien miteinander verschaltet wurden. Ein geeignetes Abfragesystem machte die gleichzeitige Darstellung vieler seiner Elemente möglich, so daß die Schwingungsform der Basilarmembran, die Funktion einzelner Rezeptorzellen und Neuronen und die Auswirkung verschiedener Verschaltungsmechanismen untersucht werden konnten.

Die damit erzielten Meßergebnisse lassen die Deutung vieler Phänomene wie Versteilung der Frequenzantwortkurven, Residue-Phänomen, Volley-Theorie, Adaptation und Habituation, Kontraststeigerung sowie Erhöhung der Übertragungskapazität, der Übertragungssicherheit und Stabilität des akustischen Kanals zu. Sie fordern außerdem, den zentralen akustischen Apparat nicht nur als Ortsmusterdetektor, sondern auch als Zeitmuster erkennendes System zu betrachten.

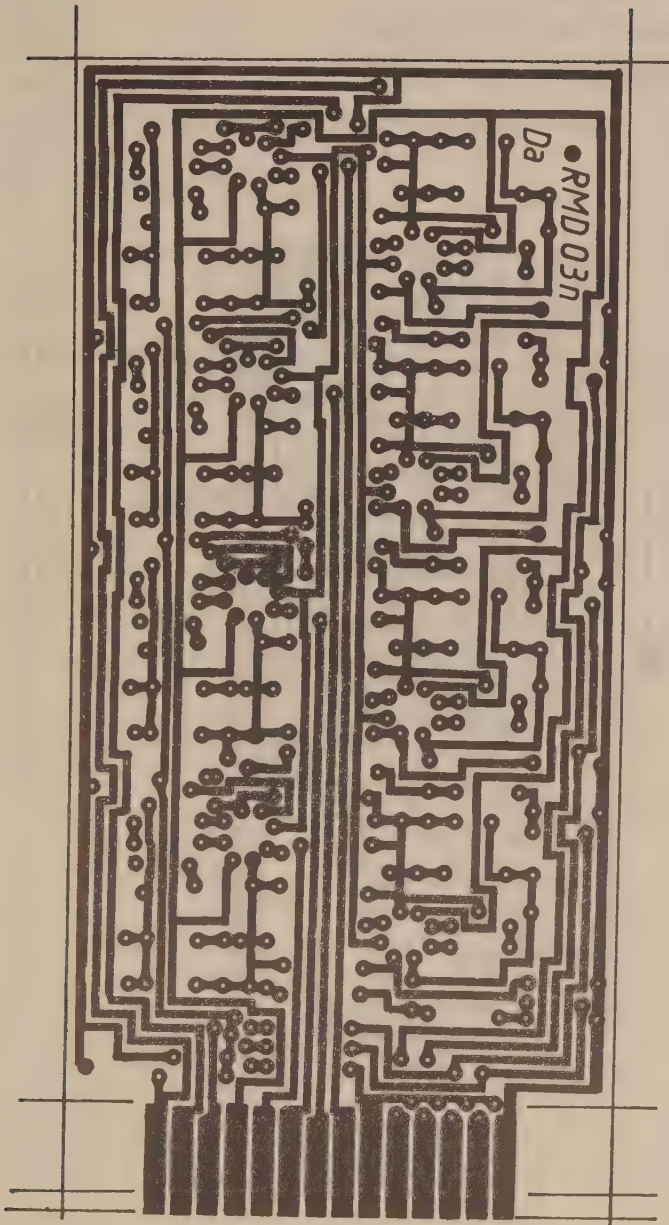
Einzelement der Basilmembran RMD 02
gebaut unter Zugrundelegung der Schwingungsgleichung:

$$A\ddot{x} + B\dot{x} + Cx = 0$$

Frequenzbestimmende Elemente R_1, C_1, R_3, C_2
Dämpfung über R_2 und R_4, R_5



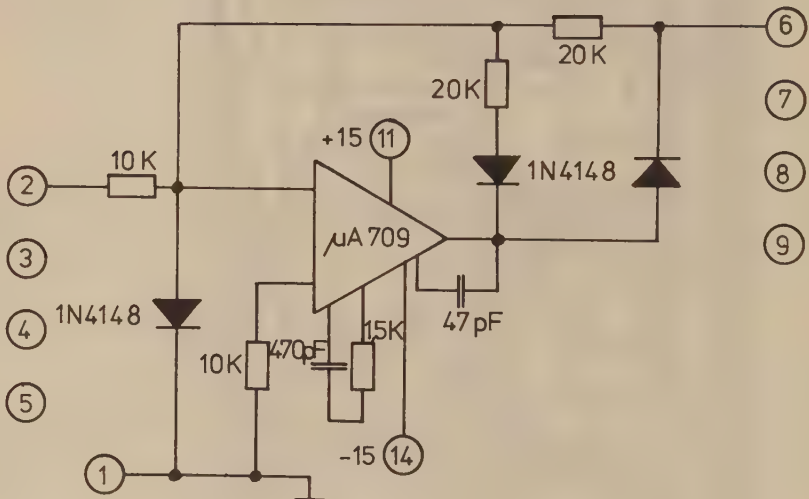
Schaltbild Nr.: 1



Rezeptor 1 REC1 , Gleichrichterfunktion

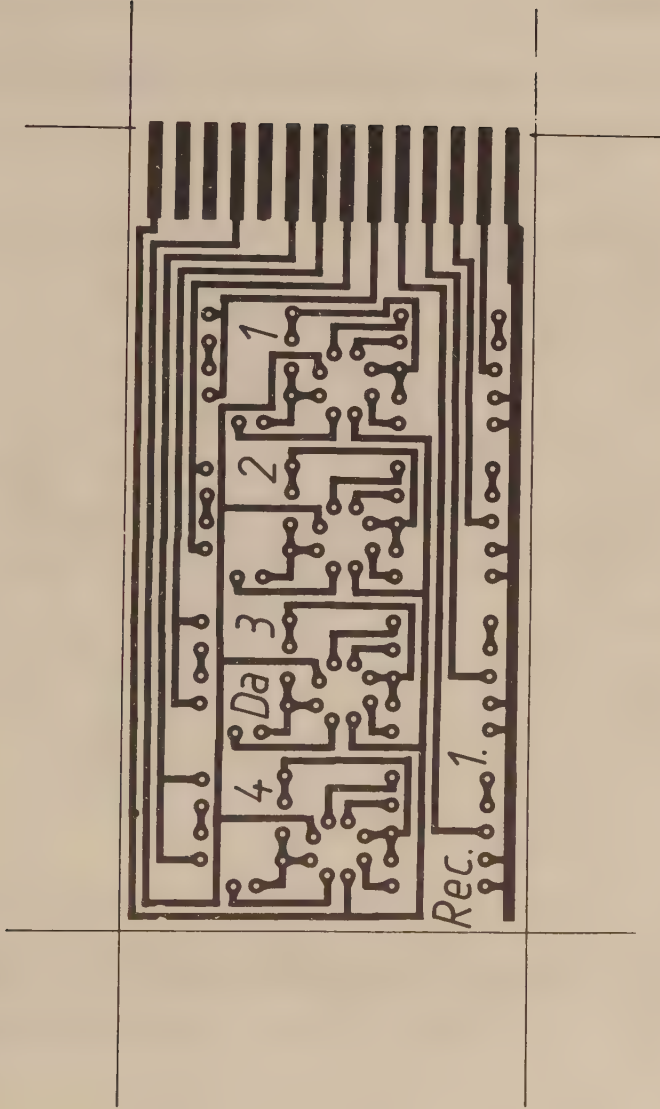
4 Stück auf einer Platte

mit den Eingängen auf Pin 2,3,4,5
und den Ausgängen auf Pin 6,7,8,9



Nr.: 3

Rec. 1 Da 15. 4. 72.

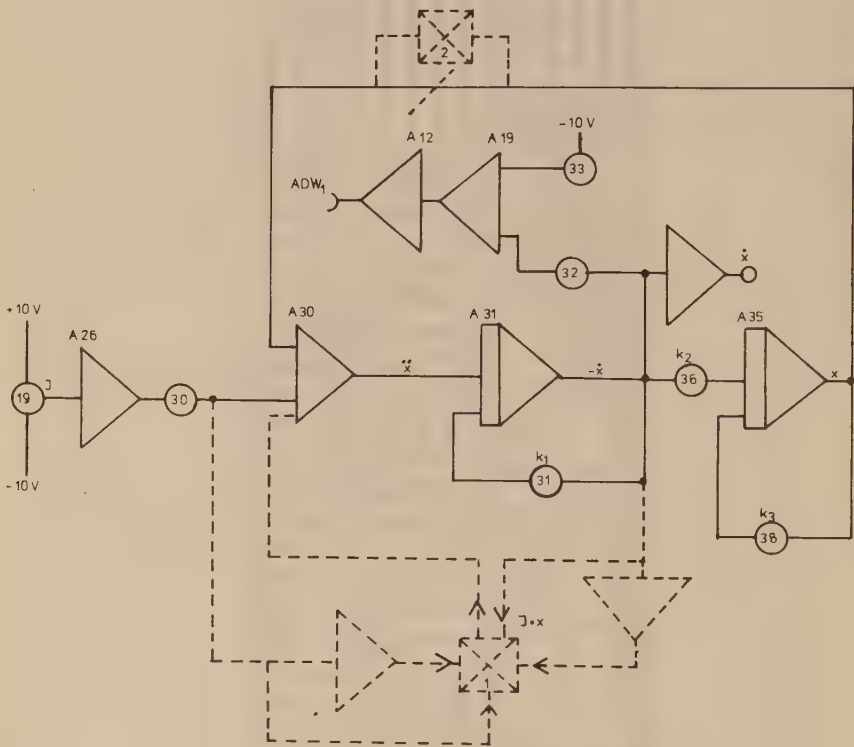


Nr.: 4

Sinneszelle mit Adaptation und Overshoot Analogcomputermodell

Programm unter Zugrundlegung von Rankes
Adaptationstheorie:

$$\ddot{x} = \dot{x}$$



Gestricheltes System ohne großen Effekt auf die
Kurvenform

Nr.: 5

Adaptives Rezeptormodell

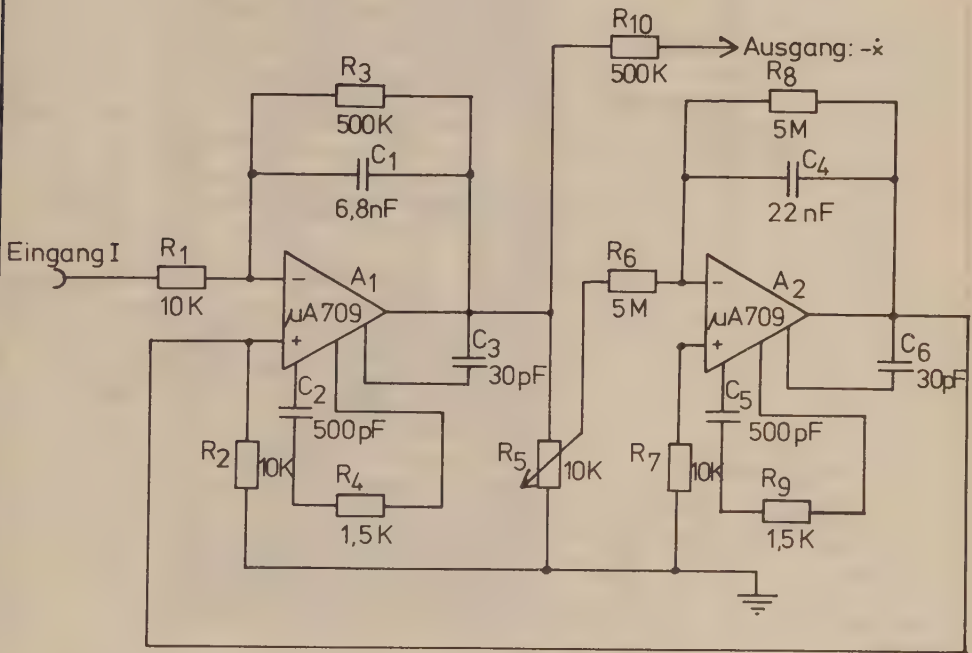
Verifikation des Analogcomputermodelles: Sinneszelle I

Funktionsgleichung $\ddot{x} = k_1 \cdot I + k_2 \cdot \dot{x} + k_3 \cdot x$

Betriebsspannung $U_B = \pm 15V$

Analogeingang $I = -2V - +2V$

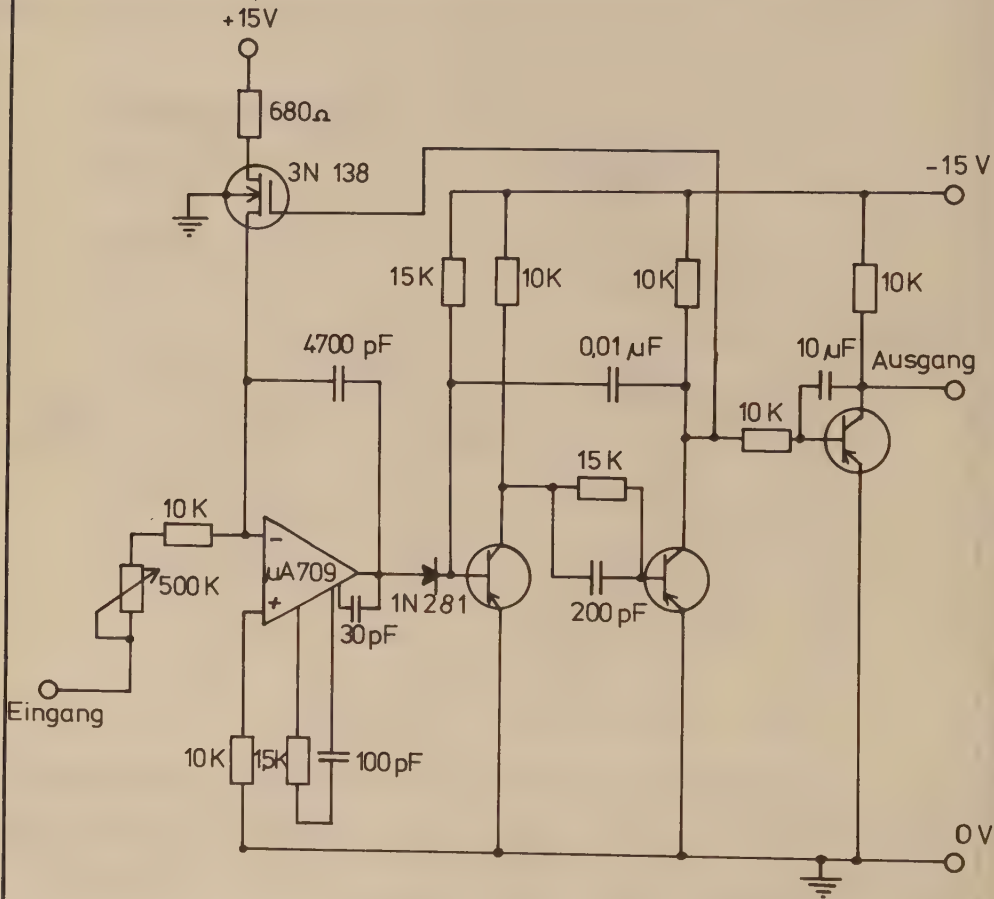
Adaptationszeitgang einstellbar über R_5

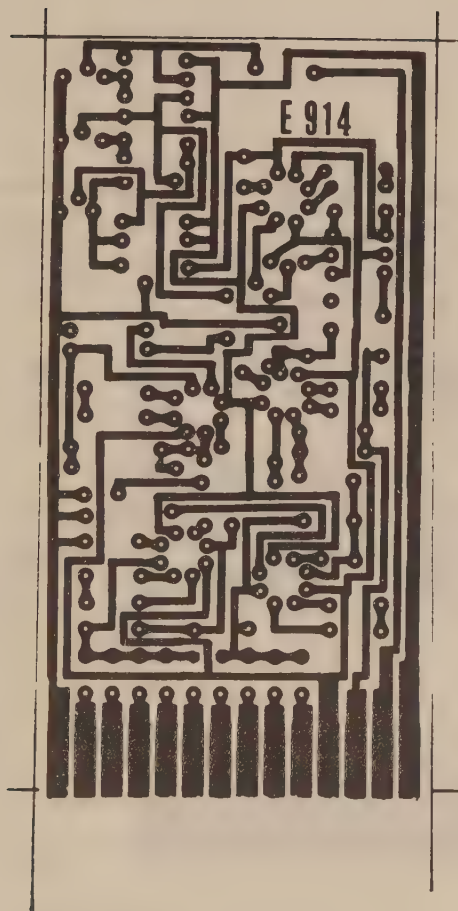


R_6 und R_8 müssen gleich groß sein, da sonst A_2 übersteuert. Die Empfindlichkeit des Systems hängt von R_1/R_3 ab, die Anstiegsflanke von R_3C_1 und der Adaptationszeitgang von R_8C_4 und dem Kopplungsgrad von A_1 und A_2 über R_5 .

Nr.: 6

A - D - Wandler

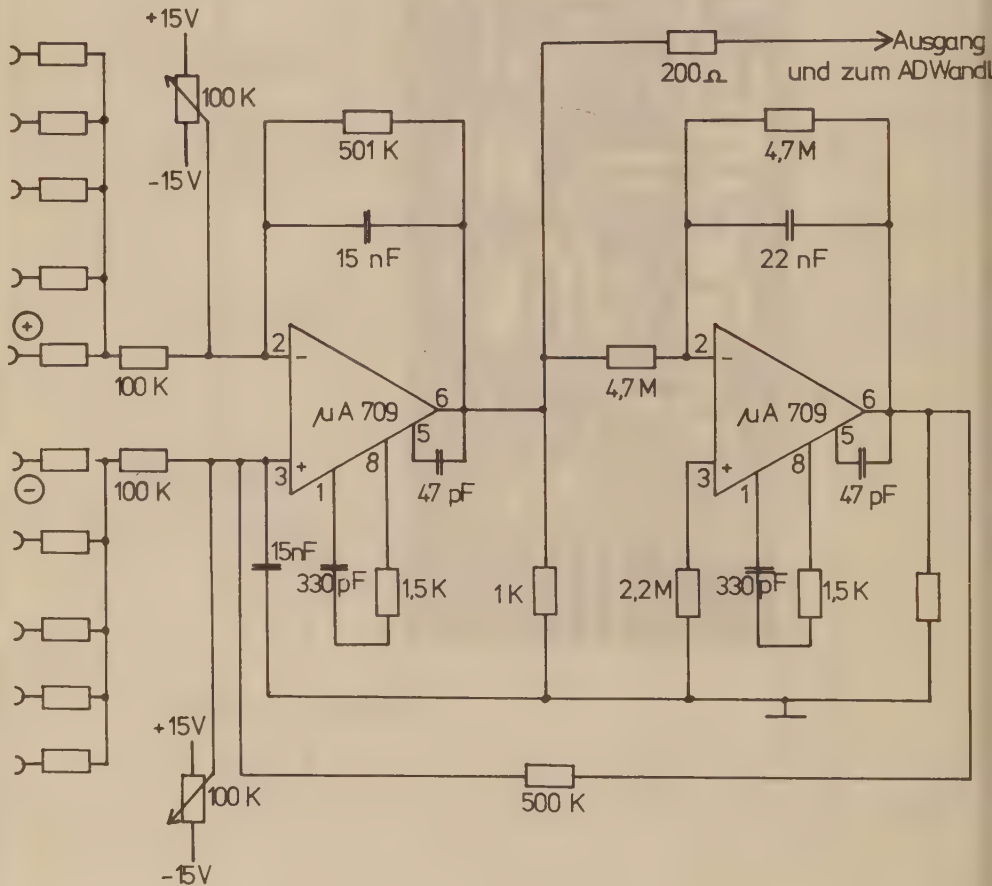
Betriebsspannung $\pm 15\text{ V}$ Analogeingang $0 - 10\text{ V}$ Pulsfrequenz $0 - 800\text{ Hz linear}$ Impulsbreite 1 ms 



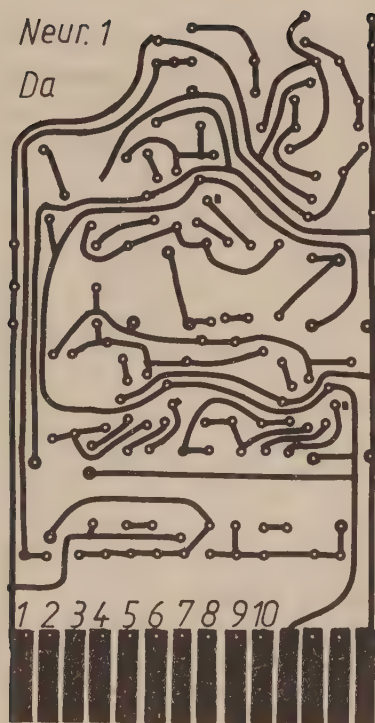
Neuron (Zellkörper) Neur.1

mit *Bahnung*, *Hemmung* und *Einstellung* auf den Nullpunkt

Betriebsspannung $U_B = \pm 15\text{ V}$



Nr.:9



Sample und Hold: Sam 3T

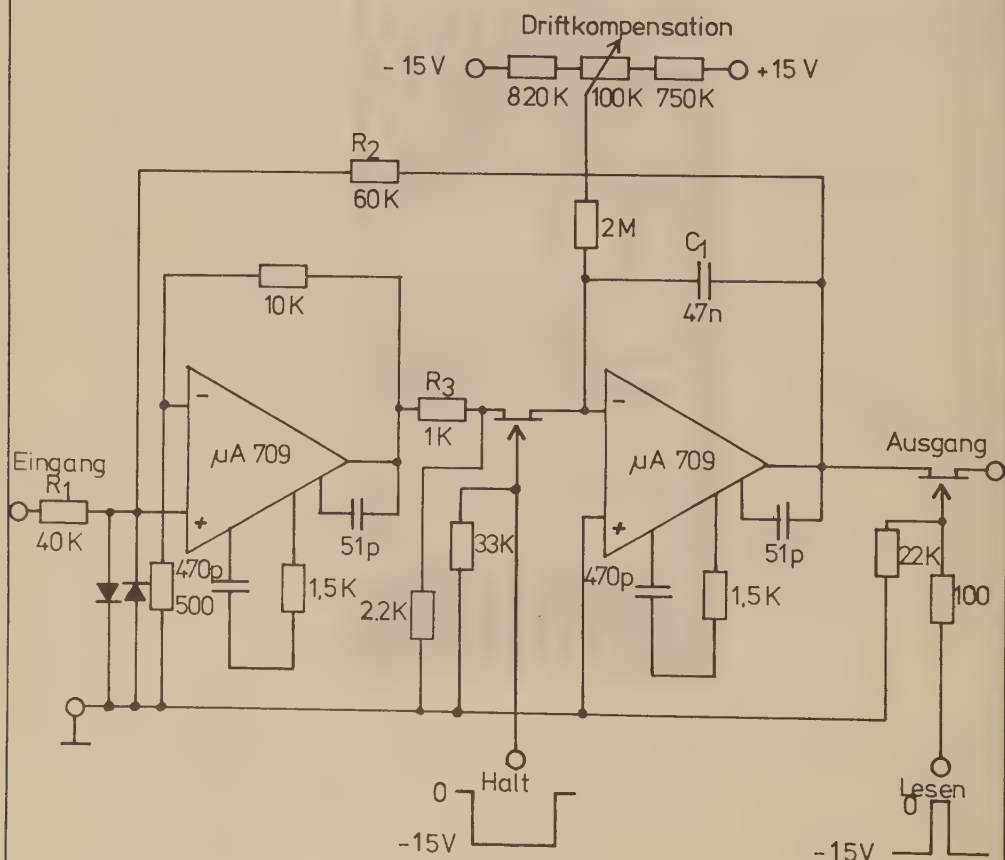
Frequenzgang 0 - 20 000 Hz bestimmt durch Δt

Holddrift einstellbar: mehrere Minuten, temperaturabhängig

Verstärkungsfaktor = R_2/R_1

Aufladezeit $\Delta t = E_0 \cdot C_1 \cdot R_3$

Wenn R_3 zu klein, schwingt das System

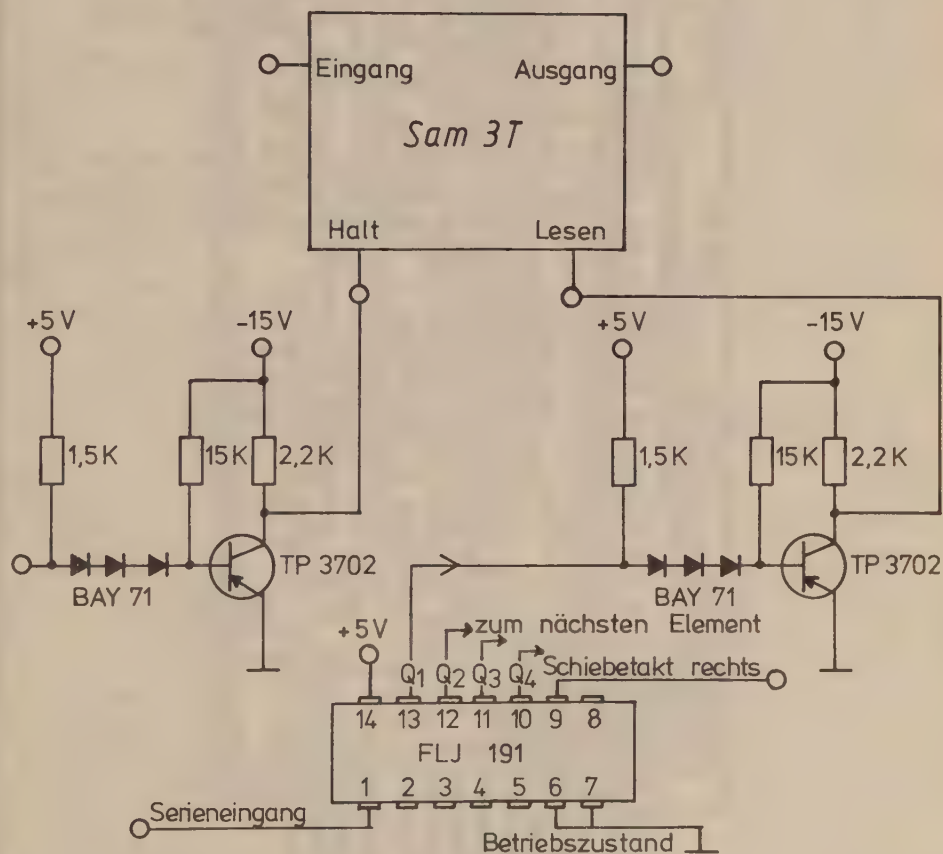


Nr.:11

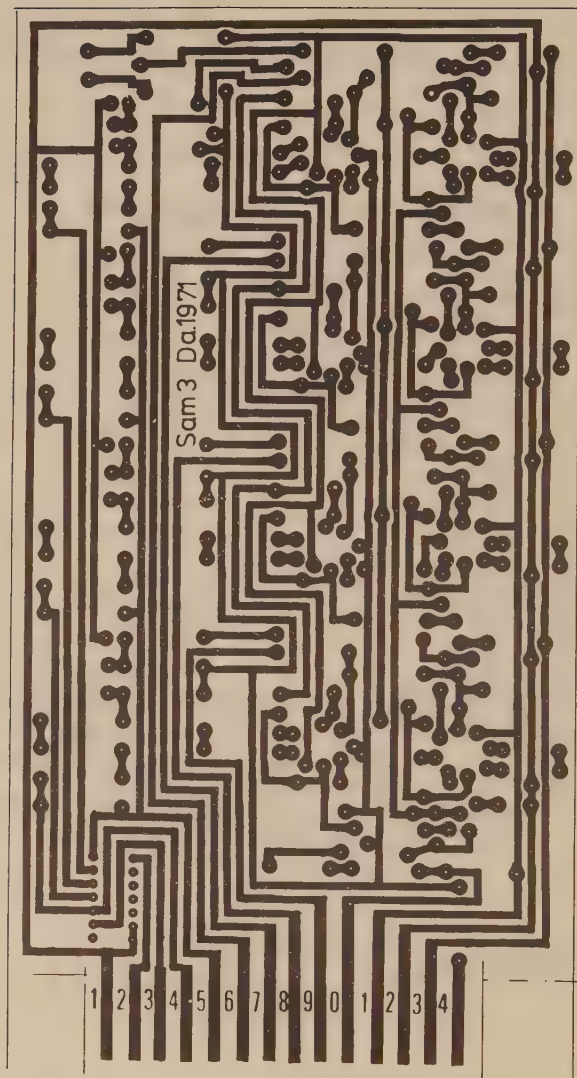
G₁₂

Sam 3T David 31.3.1971

Sam 3 bestehend aus FLJ 191 als Schieberegister und 4 x Sam 3T mit Logiktransformation



Nr.:12





Literaturverzeichnis

1. Anke, D. und P. Hoeschele: Einfache Erkennungsgeräte für gesprochene Zahlen Null bis Neun.
Kybernetik 4, 228-234 (1968)
2. Axelsson, A.: The blood supply to the inner Ear in mammals.
in: Handbook of Physiology, Vol.5 I
Ed.: Keidel, W.D. and W.D. Neff
Springer Berlin Heidelberg New York (in press)
3. Baumann, R.H., J.C.R. Licklider and B. Howald: Electronic word recognizer.
J. Acoust. Soc. Am. 26, 137 (1954)
4. Békésy, G.v.: Zur Theorie des Hörens; Die Schwingungsform der Basilarmembran.
Physik. Zeits. 29, 793-810 (1928)
5. Békésy, G.v.: Zur Theorie des Hörens; Über die Bestimmung des einem reinen Tonempfinden entsprechenden Erregungsgebietes der Basilarmembran vermittlems Ermüdungserscheinungen.
Physik. Zeits. 30, 115-125 (1929 a)
6. Békésy, G.v.: Zur Theorie des Hörens; Über die eben merkbare Amplituden- und Frequenzänderung eines Tones; Die Theorie der Schwebung.
Physik. Zeits. 30, 421-745 (1929 b)
7. Békésy, G.v.: Über die Elastizität der Schneckentrennwand des Ohres.
Akust. Zeits. 6, 265-278 (1941)
8. Békésy, G.v.: Über die Schwingungen der Schneckentrennwand beim Präparat und Ohrmodell.
Akust. Zeits. 7, 173-186 (1942)
9. Békésy, G.v.: Über die Resonanzkurve und die Abklingzeit der verschiedenen Stellen der Schneckentrennwand.
Akust. Zeits. 8, 66-76 (1943)
10. Békésy, G.v.: Über die Frequenzauflösung in der menschlichen Schnecke.
Acta Oto-Laryngol. 32, 60-84 (1944)
11. Békésy, G.v.: On the elasticity of the cochlearpartition.
J. Acoust. Soc. Amer. 20, 227-241 (1948)
12. Békésy, G.v.: The vibration of the cochlearpartition in anatomical preparations and in models of the inner ear.
J. Acoust. Soc. Amer. 21, 233-245 (1949)
13. Békésy, G.v.: Experiments in Hearing.
McGraw-Hill Book Company, Inc.
New York Toronto London 1960

14. Békésy, G.v.: Hearing theories and complex sounds.
J. Acoust. Soc. Am. 35, 588-601 (1963 a)
15. Békésy, G.v.: Three experiments concerned with pitch perception.
J. Acoust. Soc. Am. 35, 602-606 (1963 b)
16. Bechtereva, N.P.: Neuropsychologische Aspekte psychischer Aktivität des Menschen. in russisch
"Medizin" Verlag, Abteilung Leningrad
Leningrad 1971 UDK 612.82-073.97
17. Bechtereva, N.P., P.V. Bundzen, Yu.K. Matveev and A.S. Kaplunovsky: Functional organization of activity of cerebral neuronal assemblies in man during short-term verbal memory. in russisch
Sechenov Physiological Journal of the USSR
LVII 12, 1745-1761 (1971)
18. Berendez, Z.: Die Spannung der menschlichen Basilarmembran.
Zeits. Hals-Nasen-Ohrenheilk. 36, 338-342 (1934)
19. Bergeijk, W.A.van: Studies with artificial neurons. II. Analog of the external spiral innervation of the cochlea.
Kybernetik 1, 102-107 (1961)
20. Biber, K.W.: Ein neues Verfahren zur Sprachkommunikation über die menschliche Haut.
Diss. Univ. Erlangen (1961)
21. Bolt, R.H. et al.: Speaker identification by speech spectrogram: A scientists' view of its reliability for legal purposes.
J. Acoust. Soc. Am. 47, 597-612 (1970)
22. Bornschein, H.: Der Einfluß zeitlicher Reizgradienten auf die Impulsaktivität retinaler Neurone der Katze.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 275, 478-494 (1962)
23. Breuing, G.: Modellvorstellungen zum Periodizitätshören.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 312, R 131 (1969)
24. Breuing, G.: Contributions to the mathematics of the hydrodynamics of the inner ear.
JUPS Conference Munich (1971)
25. Bundzen, P.V.: Light regime effect in the antarctic continent on state of autoregulating functions in human brain.
Sechenov Physiological Journal of the USSR
LV 8, 929-939 (1969)
26. Bundzen, P.V., N.N. Vassilevsky, A.S. Kaplunovsky and V.V. Shabaev: Factor analysis in studies on functional organization of the brain electrical activity. in russisch
Sechenov Physiological Journal of the USSR
LVII 7, 969-973 (1971)

27. Butler, R.A.: Experimental observations on a negativ d.c.-resting potential in the cochlea.
J. Acoust. Soc. Am. 36, 1016 (A) (1964)
28. Chistovich, L.A.: On the discrimination of complex audio signals.
Report I Problemy Fiziol. Akust. 3, 18-26 (1955)
29. Cistovich, L.A.: Temporal course of speech sound perception.
Proc. IV. Int. Congr. Acoust.
Copenhagen, Denmark August 1962
30. Coiter, V.: De auditus instimento, in externarum et internarum principalium humani corporis.
Norinbergae 88-105 (1573)
31. Cole, K.S., H.A. Anlosiewicz and P. Rabinowitz: Automatic computation of nerve excitation.
J. Soc. indust. appl. Math. 3, 153-172 (1955)
32. Corti, A.: Recherches sur l'organe de l'ouïe de mammifères.
Zeits. wiss. Zool. 3, 109-169 (1851)
33. Cremer, L.: Ein mechanisches Modell zur Demonstration der Bewegung der Basilarmembran.
Acustica 8, 188 (1958)
34. Dallos, P.J.: On the negativ potential within the organ of Corti.
J. Acoust. Soc. Am. 44, 818 (1968)
35. David, E., P. Finkenzyeller und M. Spreng: Komplexe akustisch evozierte Potentiale der wachen Katze (implantierte Elektroden-AI)
Pflügers Arch. ges. Physiol. 291, 45 (1966)
36. David, E., P. Finkenzyeller, S. Kallert und W.D. Keidel: Die Bedeutung der temporalen Hemmung im Bereich der akustischen Informationsverarbeitung.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 298, 322-335 (1968)
37. David, E., P. Finkenzyeller, S. Kallert und W.D. Keidel: Die mit Mikroelektroden ableitbare Reaktion einzelner Elemente des colliculus inferior und des corpus geniculatum mediale auf akustische Reize verschiedener Form und verschiedener Intensität.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 299, 83-93 (1968)
38. David, E., P. Finkenzyeller, S. Kallert und W.D. Keidel: Reizfrequenzkorrelierte "untersetzte" neuronale Entladungsperiodizität im colliculus inferior und corpus geniculatum mediale.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 309, 11-20 (1969)

39. David, E., P. Finkenzyeller, S. Kallert und W.D. Keidel: Beiträge höherer Hörbahnanteile der Katze zur Mustererkennung. in: Zeichenerkennung durch biologische und technische Systeme Hrsg.: R. Klinke, J.O. Grüsser Springer Berlin Heidelberg New York (1971)
40. Davis, H., A.J. Derbyshire, M.H. Lurie and L.J. Saul: The electric responses of the cochlea. Amer. J. Physiol. 107, 311-332
41. Davis, H.: The electrical phenomena of the cochlea and the auditory nerve. J. Acoust. Soc. Amer. 6, 205-215 (1935)
42. Davis, H.: Biophysics and physiology of the inner ear. Physiol. Rev. 37, 1-49 (1957)
43. Davis, H., B.H. Deatherage, D.H. Eldredge and C.A. Smith: Summating potentials of the cochlea. Am. J. Physiol. 195, 251-261 (1958)
44. Davis, H.: Mechanism of excitation of auditory nerve impulses. in: Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems Ed.: G.L. Rasmussen and W.F. Windle Charles C. Thomas Springfield Illinois 1960
45. Davis, H.: Some principles of sensory receptor action. Physiol. Rev. 41, 391 (1961)
46. Deatherage, B.H., H. Davis and D.H. Eldredge: Physiological evidence for the masking of low frequencies by high. J. Acoust. Soc. Amer. 29, 132 (1957)
47. Diestel, H.G.: Akustische Messungen an einem mechanischen Modell des Innenohres. Ein Beitrag zur Hydrodynamik der Cochlea. Acustica 4, 489-499 (1954)
48. Eccles, J.C.: The physiology of nerve cells. John Hopkins Press Baltimore (1957)
49. Eccles, J.C.: The physiology of synapses. Springer Berlin Heidelberg New York (1964)
50. Eckmiller, R.: Ein elektronisches Analogmodell zum Studium der Bedeutung der Wirbeltiernetzhaute für die Zeichenerkennung. Diss. D 83 der techn. Univ. Berlin (1971)
51. Elliott, D.N. and W.R. Fraser: Fatigue and Adaptation in: Foundations of Modern Auditory Theory Ed.: J.V. Tobias Acad. Press. New York and London (1970)

52. Engebretson, A.M. and D.H. Eldredge: Model for the nonlinear characteristics of cochlear potentials.
J. Acoust. Soc. Am. 44, 548-554 (1968)
53. Engström, H.: Electron. micrographic studies of the receptor cells of the organ of Corti.
in: Neuralmechanisms of the Auditory and Vestibular System
Ed.: G.L. Rasmussen and W.F. Windle
Charles C. Thomas Springfield Illinois (1960)
54. Engström, H., H.W. Ades and J.E. jr. Hawkins: Structure and functions of the sensory hairs of the inner ear.
J. Acoust. Soc. Am. 34, 1356-1363 (1962)
55. Eustachius, B.: Opuscula anatomica
Venetiis 148-164 (1564)
56. Evans, E.F. and I.C. Whitfield: Classification of unit responses in the auditory cortex of the unaesthetized and unrestrained cat.
J. Physiol. (Lond.) 171, 476-493 (1964)
57. Ewald, J.R.: Zur Physiologie des Labyrinths. VI. Eine neue Hörtheorie.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 76, 147-188 (1899)
58. Ewald, J.R.: Zur Physiologie des Labyrinths. VII. Die Erzeugung von Schallbildern in der Camera acustica.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 93, 485-500 (1903)
59. Feldtkeller, R. und R. Oettinger: Die Hörbarkeitsgrenzen von Impulsen verschiedener Dauer.
Acustica 6, 489 (1956)
60. Fernandez, C.: The innervation of the cochlea (guinea pig).
Laryngoscope 61, 1152-1172 (1951)
61. Ferrero, F.E.: SPAR-A terminal analog speech synthesizer.
Acustica 22, 358 (1969)
62. Fex, J.: Auditory activity in centrifugal and centripetal cochlea fibres in cat: a study of a feedback system.
Acta Physiol. Scand. 55, Suppl. 189, 1-68 (1962)
63. Finkenzeller, P.: Persönliche Mitteilung (1971)
64. Finkenzeller, P.: Studien am Innenohrmodell (1972) (in Vorber.)
65. Fischer, O.: Über ein von Max Wien geäußertes Bedenken gegen die Helmholtzsche Resonanztheorie des Hörens.
Ann. Physik 25, 118-134 (1908)
66. Fitzhugh, R.: Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane.
Bull. math. Biophys. 17, 257-278 (1955)

67. Fitzhugh, R.: Thresholds and plateaus in the Hodgkin-Huxley nerve equations.
J. gen. Physiol. 43, 867-896 (1960)
68. Flanagan, J.L. and N. Guttman: On the pitch of periodic pulses.
J. Acoust. Soc. Am. 32, 1308-1328 (1960)
69. Flanagan, J.L.: Computational model for basilar-membrane displacement.
J. Acoust. Soc. Amer. 34, 1370-1376 (1962)
70. Flanagan, J.L.: Speech Analysis, Synthesis and Perception. 1. Aufl.
Springer Berlin Heidelberg New York (1965)
71. Flanagan, J.L.: Models for approximating basilar membrane displacement. Part II
Bell. Syst. Tech. J. 41, 959-1009 (1960)
72. Flanagan, J.L.: Speech Analysis, Synthesis and Perception. 2. Aufl.
Springer Berlin Heidelberg New York (1972)
73. Fletscher, H.: Physical measurements of audition and their hearing on the theory of hearing.
J. Franklin Ins. 196, 189-326 (1923)
74. Fletscher, H.: Speech and hearing
Van Norstrand New York (1929)
75. Fletscher, H.: A space-time pattern theory of hearing.
J. Acoust. Soc. Am. 1, 311-343 (1930)
76. Fletscher, H.: Loudness, pitch and timbre of musical tones and their relation to the intensity, the frequency and the overtone structure.
J. Acoust. Soc. Am. 35, 1219-1228 (1934)
77. Fletscher, H.: On the dynamics of the cochlea.
J. Acoust. Soc. Am. 23, 637-645 (1951)
78. Furmann, G.G. and L.S. Friskhopf: Model of neural inhibition in the mammalian cochlea.
J. Acoust. Soc. Am. 36, 2194-2201 (1964)
79. Galambos, R., J. Schwarzkopff and A. Rupert: Microelectrode study of superior olivary nuclei.
Am. J. Physiol. 197, 527 (1959)
80. Gerstein, G.L. and B. Mandelbrot: Random walk models for spike activity of a single neuron.
Biophys. J. 4, 41-68 (1964)
81. Gray, A.A.: On a modification of the Helmholtz theory of hearing.
J. Anat. Physiol. 34, 324-350 (1900)

82. Green, D.M.: Detection of multiple component signals in noise.
J. Acoust. Soc. Am. 30, 904-911 (1958)
83. Green, D.M.: Auditory detection of a noise signal.
J. Acoust. Soc. Am. 32, 121-131 (1960)
84. Grundfest, H.: Synaptic and ephaptic transmission.
in: Handbook of Physiology, Neurophysiology Vol. I
Washington D.C.: Amer. Physiol. Soc. (1959)
85. Harmon, L.D.: Studies with artificial neurons I: Properties
and functions of an artificial neuron.
Kybernetik 1, 89-101 (1961)
86. Helmholtz, H.L.F.v.: Die Lehre von den Tonempfindungen als
physiologische Grundlage für die Theorie der Musik.
Friedrich Vieweg und Sohn Braunschweig (1863)
87. Helmholtz, H.L.F.v.: Über die Mechanik der Gehörknöchelchen
und des Trommelfells.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 1, 1-60 (1868)
88. Hodgkin, A.L. and A.F. Huxley: A quantitative description of
membrane current and its application to conduction and
excitation in nerve.
J. Physiol. (Lond.) 117, 500-544 (1952)
89. Hoopen, M.ten, A. ten Hertog and H.A. Reuver: Fluctuation in
excitability of nerve fibers - A model study
Kybernetik 2, 1-8 (1963)
90. Huggins, W.H. and J.C.R. Licklider: Place mechanisms of auditory
frequency analysis.
J. Acoust. Soc. Am. 23, 290-299 (1951)
91. Jeffres, L.A.: "Masking" in foundations of modern auditory theory
Ed.: J.V. Tobias
Acad. Press New York and London (1970)
92. Jenik, F. und H. Hoehne: Über die Impulsverarbeitung eines
mathematischen Neuronenmodelles.
Kybernetik 3, 109-128 (1966)
93. Johnstone, B.M. and A.J.F. Boyle: Basilar membrane vibration
examined with the Mossbauer technique.
Science 158, 389-390 (1967)
94. Katsuki, Y. and W.P. Covell: The organ of Corti by phase contrast
microscopy.
Laryngoscope. 63, 1 (1953)
95. Katsuki, Y., Suga N. and Y. Kanno: Neural mechanism of the
peripheral and central auditory system in monkeys.
J. Acoust. Soc. Am. 34, 1396-1410 (1962)

96. Kenner, Th. and R. Ronniger: Untersuchung über die Entstehung der normalen Pulsformen.
Arch. Kreislaufforsch. 32, 141-173 (1960)
97. Kenner, Th.: Zur Theorie der Ortsabhängigkeit des Wellenwiderstandes im Arteriensystem und ihrer Beziehung zur peripheren Zunahme des Pulsdruckes.
Z. Biol. 113, 409-421 (1963)
98. Keidel, W.D.: Vibrationsreception. Der Erschütterungssinn des Menschen.
Erlanger Forschungen, Serie B
Naturwissenschaften, Vol. 2 Erlangen (1956)
99. Keidel, W.D.: Periphere und corticale Komponenten der Adaptation bei Reizung des Ohres und der Haut der Katze in Impulsfolgen.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 268, 34 (1958)
100. Keidel, W.D.: Note on a new system for vibratory communication.
Perceptual Motor Skills 8, 250 (1958)
101. Keidel, W.D., U.O. Keidel und M.E. Wigand: Lautheitseinfluß auf die Informationsverarbeitung beim binauralen Hören des Menschen.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 270, 370 (1960)
102. Keidel, W.D. und M.E. Wigand: Subjektive Lautheitsmessungen durch binaurale Kompensation einer künstlichen Richtungsempfindung.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 272, 24 (1960)
103. Keidel, W.D.: Rankes Adaptationstheorie
Z. Biol. 112, 411-425 (1961)
104. Keidel, W.D., U.O. Keidel und M.E. Wigand: Adaptation: Loss or gain of sensory information?
in: Sensory Communication
Ed.: W.A. Rosenblith
Wiley New York
105. Keidel, W.D. und M. Spreng: Neurophysiological evidence for the Stevens power function in man.
J. Acoust. Soc. Am. 38, 191-195 (1965)
106. Keidel, W.D.: Anatomie und Elektrophysiologie der zentralen akustischen Bahnen.
in: Hals-Nasen-Ohrenheilkunde
Hrsg.: J. Berendes, R. Link und F. Zöllner Band III Teil 3
Georg Thieme Verlag Stuttgart (1966)

107. Keidel, W.D.: Determinierte und zufällige Elementarfunktionen des menschlichen Gehirns.
in: Gesetzmäßigkeit und Zufall in der Natur.
Studien und Ber. der Kath. Akademie in Bayern
Bd. 43, Echter Verlag Würzburg (1967)
108. Keidel, W.D.: Electrophysiology of vibratory perception.
in: Contributions to Sensory Physiology
Vol. 3
Ed.: W.D. Neff
Academic Press New York (1968)
109. Keidel, W.D.: Biophysics, mechanics and electrophysiology of the human cochlea.
in: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing
Ed.: R. Plomp and G.F. Smoorenburg
A.W. Sijthoff, Leiden 60-80 (1970)
110. Keidel, W.D.: Elektronenmaschinelle Darstellung der heutigen Vorstellung über die Schwingungsform der Basilarmembran mit kritischem Vergleich der klassischen und neuesten Gleichungssätze.
Vortrag Halle (1971)
111. Khanna, S.M., R.E. Sears and J. Tonndorf: Some properties of longitudinal shear waves.
J. Acoust. Soc. Am. 43, 1077-1184 (1968)
112. Kiang, N.Y.-S. and W.T. Peake: Components of electrical responses recorded from the cochlea.
Ann. Otol. (St. Louis) 69, 448 (1960)
113. Kietz, H.: New concept in the theory of hearing.
Z. Laryng. Rhinol. 36, 241 (1957)
114. Kietz, H.: Die Hörvorgänge im Innenohr.
Z. Laryng. Rhinol. 38, 677 (1959)
115. Kietz, H.: Physik des Hörens.
Schweifert Bremen (1960)
116. Kij, V.I. und G.Ph. Kolessnikow: Funktionelle Modellierung des Nervensystems.
Medizin-Verlag Moskau 1969, in russisch
117. Kipfmüller, K. und F. Jenik: Über die Nachrichtenverarbeitung in der Nervenzelle.
Kybernetik 1, 1-6 (1961)
118. Kozhevnikov, V.A. and L.A. Chistovich: Some aspects of the physiological study of speech.
Intern. Symposium on Biocybernetics of the Central Nervous System, Washington (1968)
119. Licklider, J.C.R.: "Periodicity" pitch and "place" pitch.
J. Acoust. Soc. Am. 26, 945 (1954)

120. Licklider, J.C.R.: Three auditory theories.
in: Psychology: a study of science Vol. 1
McGraw-Hill, New York (1959)
121. Lincke, C.G.: Handbuch der theoretischen und praktischen
Ohrenheilkunde I
Leipzig (1837)
122. Lorente De N6 R.: The neural mechanism of hearing. I.
Anatomie and Physiology (b) The sensory Endings in the
cochlea.
Laryngoscop 47, 373 (1937)
123. Marko, H.: Die Systemtheorie der homogenen Schichten.
I. Mathematische Grundlagen
Kybernetik 5, 221-240 (1969)
124. Matzker, J.: Versuch einer Erklärung des Richtungshörens auf
Grund feinster Zeitunterschiedsregistrierungen.
Acta Oto-Laryng. (Stockh.) 49, 483 (1958)
125. Mundie, J.R.: Neurophysiological principles of auditory in-
formation processing.
in: "Principles and Practice of Bionics", AGARD Conference
Proceeding No. 44
Ed.: H.E. Gierke, W.D. Keidel, H.L. Oestreicher
Technivision Service Slough, England (1970)
126. Müller, J.: Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2
Holscher Koblenz (1840)
127. Neupert, K.: Innere Haarzellen des Cortischen Organs und
Schallanalyse.
Naturwissenschaften 47, 526 (1960)
128. Nordmark, J.O.: Time and frequency analysis.
in: Foundations of modern auditory theory
Ed.: J.V. Tobias
Acad. Press New York and London (1970)
129. Oettinger, R. und H. Hauser: Ein elektrischer Kettenleiter
zur Untersuchung der mechanischen Schwingungsvorgänge
im Innenohr.
Acustica 11, 161-177 (1961)
130. Ohm, G.S.: Über die Definition des Tones, nebst daran ge-
knüpfter Theorie der Sirene und ähnlicher tonbildender
Vorrichtungen.
Ann. Phys. Chem. 59, 513-565 (1943)
131. Peterson, L.C. and B.P. Bogert: A dynamical theory of the
cochlea.
J. Acoust. Soc. Am. 22, 369-381 (1950)

132. Pfalz, R.: Erregung efferenter Einzelneurone innerhalb der Cochlea durch kontralaterale Beschallung mit Klickfolgen.
(Meerschweinchen)
Z. Biol. 113, 215 (1962)
133. Plomp, R.: The ear as a frequency analyzer.
J. Acoust. Soc. Am. 36, 1628-1636 (1964)
134. Plomp, R.: Detectability threshold for combination tones.
J. Acoust. Soc. Am. 37, 1110-1123 (1965)
135. Pozin, N.V.: Modellierung neuraler Strukturen.
Wissenschaftsverlag Moskau 1970
136. Quietsch, G.: Zur Theorie der Lautstärke und Lautheit.
Vortrag Physikertagung, Bad Salzungen, 27. April (1953)
137. Ranke, O.F.: Die Gleichrichter-Resonanztheorie
Lehmann, München (1931)
138. Ranke, O.F.: Das Massenverhältnis zwischen Membran und Flüssigkeit im Innenohr.
Akust. Z. 7, 1 (1942)
139. Ranke, O.F.: Theory of operation of the cochlea.
J. Acoust. Soc. Am. 22, 772-777 (1950)
140. Ranke, O.F.: Die Fortentwicklung der Hörtheorie und ihre klinische Bedeutung.
Arch. klin. exp. Ohren-, Nas.- u. Kehlk. Heilk. 167, 1-15 (1955)
141. Ranke, O.F.: Niederschrift der Vorlesung über vegetative Physiologie am Physiolog. Inst. der Univ. Erlangen (1956)
142. Ranke, O.F., W.D. Keidel und M.E. Wigand: Die Funktion der Sinneszelle beim Hören.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 272, 90 (1960)
143. Rasmussen, G.L.: Further observations of the efferent cochlea bundle.
J. comp. Neurol. 99, 61 (1953)
144. Rasmussen, G.L.: Descending or Feed-back connections of auditory system of cat.
Am. J. Physiol. 183, 653 (1955)
145. Rideout, V.C.: The use of multiple models in studies of the circulation.
Proc. 7th Internat. Conf. on Medical Electronics and Biological Engng, Stockholm, Sweden (1967)
146. Rinsdorf, G.: Contributions to the mathematics of the Hydrodynamics of the inner ear.
Vortrag beim JUPS Kongreß in München (1971)

147. Rose, J.E., J.F. Brugge, J.D. Anderson and J.E. Hind: Phase locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey.
J. Neurophysiol. 30, 769-793 (1967)
148. Rosemann, H. und H. Tischner: Modellversuche zur Signalverarbeitung in Nerven Netzwerken.
Der Nervenarzt 41, 273-277 (1970)
149. Rhode, W.S. and C.D. Geisler: Measurement of the amplitude and phase of vibration of the basilar membrane using the Mossbauer effect.
J. Acoust. Soc. Am. 47, 60(A) (1970)
150. Rhode, W.S.: Observations of the vibration of the basilar membrane in squirrel monkeys using Mossbauer technique.
J. Acoust. Soc. Am. 49, 1218-1231 (1971)
151. Rutherford, W.: A new theory of hearing.
J. Anat. Physiol. Lond. 21, 166-168 (1886)
152. Scharf, B.: Critical Bands
in: Foundation of Modern Auditory Theory
Ed.: J.V. Tobias
Acad. Press. New York and London (1970)
153. Schmidt, D.: Der deutsche Mondkrater.
Bild d. Wissenschaft 12, 1230-1239 (1970)
154. Schouten, J.F.: The residue and the mechanism of hearing.
Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. 43, 991-999 (1940)
155. Schouten, J.F., R.J. Ritsma and B.L. Cardozo: Pitch of the residue.
J. Acoust. Soc. Am. 34, 1418-1424 (1962)
156. Schouten, J.F.: The residue revisited.
in: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing.
Ed.: R. Plomp and G.F. Smoorenburg
A.W. Sijthoff Leiden (1970)
157. Seebeck, A.: Beobachtungen über einige Bedingungen der Entstehung von Tönen.
Ann. Phys. Chem. 53, 417-436 (1941)
158. Seebeck, A.: Über die Sirene.
Ann. Phys. Chem. 60, 449-481 (1943)
159. Seebeck, A.: Über die Definition des Tones.
Ann. Phys. Chem. 63, 353-368 (1944)

160. Seelen, W.v.: Informationsverarbeitung in homogenen Netzen
von Neuronenmodellen.
Diss. TH Hannover (1967)
161. Siebert, W.M.: Models of the dynamic behavior of the cochlea
partition. Quaterly progress report No. 64
Research Laboratory of Electronics MIT Cambridge, Mass.
January 15, 242-258 (1962)
162. Small, A.M.: Periodicity pitch.
in: Foundation of modern auditory theory
Ed.: J.V. Tobias
Acad. Press. New York and London (1970)
163. Spöndlin, H.: Ultrastructure and peripheral innervation pattern
of the receptor in relation to the first coding of the
acoustic message.
in: Hearing Mechanisms in Vertebrates Ciba Foundation
Ed.: A.V.S. De Renck and J. Knight
J. & A. Churchill LTD. London (1968)
164. Stahl, W.: The role of Models in theoretical biology.
in: Progress in theoretical biology Vol. 1
Ed.: F. Snell
Acad. Press New York and London (1967)
165. Stange, G., M. Spreng und U.O. Keidel: Die Wirkung von Strepto-
mycinsulfat auf Erregung und Adaptation der Haarzellen des
Cortischen Organs.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 279, 99-120 (1964)
166. Stevens, S.S. and H. Davis: Psychophysiological acoustics:
Pitch and loudness.
J. Acoust. Soc. Am. 1 (1936)
167. Stevens, S.S.: On the validity of the loudness scale.
J. Acoust. Soc. Am. 31, 995 (1959)
168. Stevens, S.S. und F. Warshofsky: Schall und Gehör
Das farbige LIFE Bildsachbuch
Rowohlt Taschenbuch Verlag GmbH
Reinbek b. Hamburg (1970)
169. Szentagothai, J. and A. Albert: The synaptology of Clarke's
column.
Acta morph. Acad. Sci. Hung. 5, 43-51 (1955)
170. Tasaki, J., H. Davis and J.P. Legoux: The space time pattern
of cochlear microphonics (guinea pig) as recorded by
differential electrodes.
J. Acoust. Soc. Am. 24, 502-519 (1952)
171. Tasaki, J., Davis and D.H. Eldredge: Exploration of cochlea
potentials in guinea pig with a microelectrode.
J. Acoust. Soc. Am. 26, 765 (1954)

172. Tasaki, J. and H. Davis: Electric responses of individual nerve elements in cochlear nucleus to sound stimulation (guinea pig)
J. Neurophysiol. 18, 151 (1955)
173. Teas, D.C., D.H. Eldredge and D. Hollowell: Cochlear resp. to transients. An Interpretation of whole-nerv-action-potentials. J. Acoust. Soc. Am. 34, 1438-1459 (1962)
174. Teas, D.C.: Cochlear Processes.
in: Foundations of Modern Auditory Theory
Ed.: J.V. Tobias
Acad. Press New York and London (1970)
175. Terhardt, E.: Beitrag zur automatischen Erkennung gesprochener Ziffern.
Kybernetik 3, 136-143 (1966)
176. Theissing, J.: Wirkung des Kanamycins auf die Kurzzeitaadaptation des Katzensgehörs.
Diss., Univ. Erlangen (1962)
177. Thurlow, W.R. and A. Small and McCollum: Pitch perception for certain periodic auditory stimuli.
J. Acoust. Soc. Am. 27, 132-137 (1955)
178. Thurlow, W.R. and S. Bernstein: Simultaneous two-tone pitch discrimination.
J. Acoust. Soc. Am. 29, 515-519 (1957)
179. Tonndorf, J.: Fluid motion in cochlear models.
J. Acoust. Soc. Am. 29, 558-568 (1957)
180. Tonndorf, J.: Harmonic distortion in cochlear models.
J. Acoust. Soc. Am. 30, 929-937 (1958)
181. Tonndorf, J.: Beats in cochlear models.
J. Acoust. Soc. Am. 31, 608-619 (1959)
182. Tonndorf, J.: Dimensional analysis of cochlear models.
J. Acoust. Soc. Am. 32, 493-497 (1960 a)
183. Tonndorf, J.: Response of cochlear models to aperiodic signals and to random noises.
J. Acoust. Soc. Am. 32, 1344-1355 (1960 b)
184. Tonndorf, J.: Shearing motion inscala media of cochlear models.
J. Acoust. Soc. Am. 32, 238-244 (1960 c)
185. Tonndorf, J.: Time frequency analysis along the partition of cochlear models: a modified place concept.
J. Acoust. Soc. Am. 34, 1337-1350 (1962)

186. Tonndorf, J.: Nonlinearities in cochlear hydrodynamics.
J. Acoust. Soc. Am. 45, 304-305 (1969)
187. Tonndorf, J.: Cochlear mechanics and hydro-dynamics.
in: Foundation of Modern Auditory Theory
Ed.: J.V. Tobias
Acad. Press New York and London (1970)
188. Venturi, J.B.: Betrachtung über die Erkenntnis der Entfernung
die wir durch das Werkzeug des Gehörs erhalten.
Arch. Physiol. 5, 383-392 (1800)
189. Venzov, A.V., A.A. Jerasimov, M.P. Granstrem, V.A. Kozhynikov,
P.A. Taljasin, V.A. Tjul'kov, R.L. Schejkin und V.S.
Schupljakov: Aufbau für die dynamische Spektrographie
von Schallsignalen.
in Fragen zu Theorie und Methoden zur Untersuchung der
Wahrnehmung von Sprachsignalen
Informationen, Ausgabe 32 der Akad. d. Wiss. USSR
Physiologie des Menschen und der Tiere
Leningrad (1971)
190. Verveen, A.A. and H.E. Derksen: Fluctuations in membrane po-
tentials of axons and the problem of coding.
Kybernetik 2, 152-160 (1965)
191. Vesalius, A.: De Humani Corporis Fabrica
Belgien (1543)
192. Vieth, J.: Das hemmende Prinzip im Zentralnervensystem, ein
Syndrom genetischer Analyse.
Habilitationsschrift, Erlangen (1971)
193. Völz, H.: Vorschlag eines elektrischen Ersatzschaltbildes für
das menschliche Gehör.
Proc. III Int. Congr. Acoust. 1, 37-39 (1961)
Elsevier Amsterdam
194. Waetzmann, E.: Die Resonanztheorie des Hörens.
Naturwissenschaften 10, 542-551 (1922)
195. Walløe, L., J.K.S. Jansen and K. Nygaard: A computer simulated
model of a second order sensory neurone.
Kybernetik 6, 130-141 (1969)
196. Ward, W.D.: Susceptibility to auditory fatigue.
in: Contributions to Sensory Physiology Bd. 3
Ed.: W.D. Neff
Acad. Press New York and London (1968)
197. Wetterer, E. und Th. Kenner: Grundlagen der Dynamik des
Arterienpulses.
Springer Berlin Heidelberg New York (1968)
198. Weber, H.A. Über den Mechanismus des Gehörorgans.
Ber. Sachs. Ges. Wiss. 29-31 (1851)

199. Weiss, T.F.: A model of the peripheral auditory system.
Kybernetik 3, 153-175 (1968)
200. Wever, E.G. and C.W. Bray: Action currents in the auditory nerve in response to acoustical stimulation.
Proc. Nat. Acad. Sci. US. 13, 373-387 (1930)
201. Wever, E.G., C.W. Bray and M. Lawrence: The locus of distortion in the ear.
J. Acoust. Soc. Am. 11, 427-433 (1940)
202. Wever, E.G. and M. Lawrence: The place principle in auditory theory.
Proc. Nat. Acad. Sci. US. 38, 133-138 (1952)
203. Wieck, H.H. und F. Böcker: Besondere klinische Erscheinungsweise des Durchgangs-Syndroms.
Med. Welt (Stuttg.) 1103-1108 (1963)
204. Wien, M.: Ein Bedenken gegen die Helmholtzsche Resonanztheorie des Hörens.
Festschrift für Adolph Wüllner
Teubner Verlagsgesellschaft Leipzig (1905)
205. Wigand, M.E.: Hemmungserscheinungen zu langsamen Rindenpotentialen beim Binauralhören der Katze.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 271, 296 (1960 a)
206. Wigand, M.E.: Zur oberen Zeitgrenze der binauralen Fusion.
Arch. Ohr.-Nas.-u. Kehlk.-Heilk. 179, 264 (1960 b)
207. Wigand, M.E.: Empfindung binauraler Zeitdifferenzen beim Knochenleitungshören von Impulsen.
Acta Oto-Laryng. (Stockh.) 55, 175 (1962)
208. Wittfield, I.C.: Central nervous processing in relation to spacio-temporal-discrimination of auditory patterns.
in: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing
A.W. Sijthoff Leiden (1970)
209. Zwicker, E.: Über die Rolle der Frequenzgruppen beim Hören.
Ergeb. Biol. 23, 187 (1960)
210. Zwicker, E.: Über ein einfaches Funktionsschema des Gehörs.
Acustica 12, 22 (1962)
211. Zwicker, E.: Funktionsmodelle bei der Erforschung des Gehörs.
Umschau 63, 698 (1963)
212. Zwicker, E., W. Hess und E. Trethardt: Erkennung gesprochener Zahlworte mit Funktionsmodell und elektronischer Rechenanlage.
Kybernetik 3, 267 (1967)
213. Zwicker, E.: Funktionsmodelle des Gehörs als Instrument zur Lautstärkemessung und zur automatischen Spracherkennung.
in: Kybernetik
Hrsg.: H. Frank
Umschauverlag Frankfurt am Main (1970)

214. Zwislocki, J.: Theorie der Schneckenmechanik.
Acta Oto-Laryng. Suppl. 72 (1948)
215. Zwislocki, J.: Theory of the acoustical action of the cochlea.
J. Acoust. Soc. Am. 22, 778-784 (1950)



Buchdruckerei Ludwig Müller - 852 Erlangen, Fahrstraße 5